

3835
AVRIL 1976
Trimestriel

fascicule 2

BULLETIN D'ÉCOLOGIE


MASSON
Paris, New York, Barcelone, Milan



Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

Tome 7

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Secrétariat : 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

(Voir en p. III de couverture pour le règlement des cotisations à MASSON & C^{ie}).

Bureau pour l'année 1975 :

Président : Pierre GRISON, Station de Zoologie et de Biocoenotique forestière - La Minière, 78000 Versailles (Yvelines).

1^{er} Vice-Président : Jean-Claude LEFEUVRE, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, BP 25 A, 35000 Rennes (Ille-et-Vilaine).

2^e Vice-Président : Dr Maurice AUBERT, CERBOM, Parc de la Côte, avenue Jean-Lorrain, 06 Nice (Alpes-Maritimes).

Secrétaire général : Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

Secrétaire générale adjointe : Germaine RICOU, Maître de Recherche à l'I.N.R.A., Laboratoire de Zoologie agricole, 16, rue Dufay, 76100 Rouen (Seine-Maritime).

Trésorier : Christian SOUCHON, Département de l'environnement, Université de Paris VII, 75005 Paris (Seine).

Trésorier adjoint : Mme Marie-Charlotte SAINT GIRONS, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

(Secrétaire du Bulletin) : Roger DAJOZ, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

Conseil pour l'année 1975 :

AUBERT Maurice, Directeur du CERBOM, Parc de la Côte, avenue Jean-Lorrain, 06000 Nice (Alpes-Maritimes).

BIGOT Louis, Chargé de Recherche au C.N.R.S., Laboratoire de Biologie animale et Ecologie, Faculté Saint-Jérôme, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4 (Bouches-du-Rhône).

BLONDEL Jacques, Chargé de Recherche au C.N.R.S., Station Biologique de la Tour du Valat, C.N.R.S., Le Sambuc, 13200 Arles (Bouches-du-Rhône).

COINEAU Yves, Maître-Assistant, Laboratoire Arago, Biologie marine 66650 Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales).

DELAMARE DEBOUTTEVILLE Claude, Professeur au Muséum, Laboratoire Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

DOMMERGUES Yvon, Directeur de Recherche au C.N.R.S., Centre de Pédologie du C.N.R.S., BP 5, 54500 Vandœuvre-les-Nancy (Meurthe-et-Moselle).

ECARDT F., Section d'Ecophysiologie du C.E.P.E., C.N.R.S., BP 5051, 34033 Montpellier Cedex (Hérault).

GEHU Jean-Marie, Professeur, Laboratoire de Botanique Systématique et Ecologie, Faculté de Pharmacie, rue Laguesse 59000 Lille (Nord).

GOUNOT Michel, Professeur, Institut de Botanique, 28, rue Goethe, 67083 Strasbourg (Bas-Rhin).

GRAUBY André, Ingénieur, D.P.S./G.R.S., E.E.A., Cadarache, BP 1, 13115 Saint-Paul-les-Durances (Bouches-du-Rhône).

GRISON Pierre, Directeur de la Station de Zoologie et de Biocoenotique forestière, La Minière, 78000 Versailles (Yvelines).

LAUBIER Lucien, Directeur Scientifique au C.N.E.X.O., Centre océanologique de Bretagne, BP 337, 29273 Brest-Cedex (Finistère).

LEFEUVRE Jean-Claude, Professeur, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie Complexe Scientifique de Beaulieu, BP 25 A, 35000 Rennes (Ille-et-Vilaine).

NEGRE Robert, Professeur, Laboratoire de Taxinomie et Ecologie végétales, Faculté Saint-Jérôme, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4 (Bouches-du-Rhône).

OZENDA Paul, Professeur, Botanique et Biologie végétale et Station Alpine du Lautaret, Cedex 53, 38 Grenoble-Gare (Isère).

PESSON Paul, Professeur, I.N.A., Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie, 16, rue Claude-Bernard, 75231 Paris Cedex 05 (Seine).

REAL Pierre, Professeur, Laboratoire de Biologie et d'Ecologie animale, route de Gray La Bouloie, 25030 Besançon Cedex (Doubs).

ROUX Albert, Maître de Conférence, Département de Biologie animale et Zoologie, 43, bd du 11-Novembre-1918, 69621 Villeurbanne (Rhône).

Mme SAINT GIRONS Marie-Charlotte, Maître de Recherche au C.N.R.S., Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

SALVAT Bernard, Directeur aux Hautes-Etudes, Laboratoire de Biologie marine et de Malacologie, 55, rue de Buffon 75005 Paris (Seine).

SAUVAGE Charles, Professeur, Laboratoire de systématique Botanique, 5, rue Auguste-Broussonnet, 34000 Montpellier et Géobotanique méditerranéennes, Institut de pellier (Hérault).

SOUCHON Christian, Maître-Assistant, Département d'Environnement, Université de Paris VII, 10, rue Emile-Morel, 92330 Sceaux (Hauts-de-Seine).

TURMEL Jean-Marie, Sous-Directeur, Maître de Conférences, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, 75005 Paris (Seine).

Le Conseil de la Société, par décision de l'Assemblée générale constitue le Comité de lecture du Bulletin.

AVRIL 1976

Trimestriel

fascicule 2

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

4, Avenue du Petit-Château

91800 BRUNOY, Essonne (France)

**MASSON***Paris, New York, Barcelone, Milan*

Publié avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique

Tome 7

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 7 - 1976 - N° 2 - April —

CONTENTS

P. CONSTANT. — Ecology of Rodent populations in Brittany (Vicinity of Paimpont)	169
R. NEGRE and C. GHIGLIONE. — Studies on the organic matter of some rankers in the Pyrénées. Second note: Free amino-acids	189
M. M. COUTEAUX. — Thecamoebian soil populations and the nature of available water	197
C. COMBES, R. BOURGAT and M. L. SALAMÉ-CADOUX. — The adaptive value of the mode of transmission among Polystomatidae (Monogenea) ..	207
B. DARCHEN. — The regression of the harvesting ant <i>Messor capitatus</i> consecutive to the natural evolution of the karst plateau of the Périgord Noir (France).	215
J. C. FISCHER. — Ecology for planning and management	221
Summary of Theses	233
Book reviews	253

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 7 - 1976 - N° 2 - Avril —

Articles originaux

P. CONSTANT. — Ecologie des populations de Rongeurs de Bretagne intérieure (région de Paimpont)	169
R. NÈGRE et C. GHIGLIONE. — Recherches sur la matière organique de quelques rankers pyrénéens. Deuxième note : les amino-acides libres	189
M.-M. COUTEAUX. — Le peuplement thécamoebien du sol et la nature de l'eau disponible	197
C. COMBES, R. BOURGAT et M.-L. SALAMI-CADOUX. — Valeur adaptative du mode de transmission chez les Polystomatidae (Monogenea)	207
B. DARCHEN. — Disparition d'un biotope à <i>Messor capitatus</i> Latr. (Hyménoptères, Formicidés) consécutive à l'évolution naturelle d'un causse en Périgord noir	215

Tribune libre

J.C. FISCHER. — Ecologie et aménagement du territoire	221
Résumés de thèses	233
Analyses d'ouvrages	253

Par décret en date du 31 mars 1976,
la Société d'Ecologie a été reconnue d'utilité publique,
ce qui lui permettra de recevoir des dons

ÉCOLOGIE DES POPULATIONS DE RONGEURS DE BRETAGNE INTÉRIEURE - (RÉGION DE PAIMPONT)

par P. CONSTANT

Station Biologique de Paimpont, 35380 Plelan-le-Grand

SUMMARY

The ecological study of the 5 species of rodents (*Apodemus sylvaticus*, *Micromys minutus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*, *Pitymys subterraneus*) has been undertaken in Brittany in the region of Paimpont. Four contiguous plant associations (mesophile meadow, hygrophile meadow, oak copse, copse of willows and birch) had been chosen in this region characterized by a great variety of sites. After a reminder of problems of trapping and an explanation of methods in use, the following ecological repartition of the 5 species is foreseen: the *A. sylvaticus* and the *C. glareolus* prefer afforested formations, *M. minutus* and *P. subterraneus* prefer mesophile and hygrophile meadows, *M. agrestis* — the hygrophile meadows.

On the other hand a correlation had been established between the variety of rodent population and the structural complexity degree of the vegetation.

The study of annual cycles of different species reveals the gliding of the population of one association towards another in conjunction with seasons and also of the influence of substrata, of the piezometric level and of the layer of soil on the colonization of an environment by rodents.

An experimental study carried out by the destruction of meadows by mechanical means (rotavator) confirms the influence of the different aforementioned factors on the ecological repartition of the 5 species of rodents.

INTRODUCTION

Les populations de rongeurs ont un impact non négligeable dans un grand nombre d'écosystèmes. De nombreux auteurs ont abordé leur étude, soit par l'analyse directe de leurs fluctuations : CHITTY (1937), ANDRZEJEWSKI (1963), SPITZ (1963), soit par le biais de leur répartition écologique : NEWSON (1963), TURCEK (1960), BIRKAN (1968), soit par la dynamique de quelques populations, dont l'influence peut être primordiale dans certaines associations végétales : BROWN (1954), MILLER (1958), MERMOD (1969), BIRKAN (1968), SPITZ (1963, 1972).

La plupart de ces travaux ont porté sur une période souvent réduite, ou sur une espèce particulière (les données s'étendant sur une longue période étant très rares : DAIJZ, 1974, in dynamique de populat.). Il nous a semblé intéressant de poursuivre sur plusieurs cycles annuels, et sur une surface relativement grande, l'étude des populations de rongeurs abritées par des biotopes distincts et contigus.

La multiplicité des biotopes est une nécessité absolue si l'on veut rendre compte de l'aspect général de la Bretagne intérieure. En effet, cette région présente souvent, en fonction de sa topographie, de

son sous-sol et de son histoire, une physionomie végétale très hétérogène : les zones les plus hygrophiles (tourbières, prairies humides) peuvent être intriquées dans des zones xérophiles (landes), ou côtoyer tous les stades intermédiaires de l'évolution de la forêt.

Dans ces différentes associations végétales, les populations de rongeurs circulent librement, et les échanges sont fréquents. Notre étude a pour but de préciser dans quelle mesure les facteurs du milieu (végétation, sol...), les cycles saisonniers ou les cycles physiologiques des individus modifient la distribution des rongeurs, ces derniers pouvant ou non coloniser plusieurs milieux successifs, ou utiliser à un moment de leur vie plusieurs milieux différents.

I. — AIRE D'ÉTUDE

Le massif forestier de Paimpont (Ille-et-Vilaine) s'étend sur 8 000 hectares. Il est situé à environ 45 kilomètres à l'ouest de Rennes.

En fait, s'il est dominé par le système forestier, on peut y rencontrer une grande variété de paysages végétaux : les forêts de feuillus, de conifères, les landes, les prairies permanentes, les cultures et les étangs s'interpénètrent en une mosaïque qui, en définitive, caractérise cette région, puisqu'elle reflète sa géologie, sa topographie, ses données climatiques et son histoire (clairières de Paimpont).

L'aire d'échantillonnage située près du château de Brocéliande en bordure de l'étang du « Pas du houx » a permis de réunir sur quelques hectares la plupart des biotopes les plus représentatifs de la région.

1. CARACTÉRISTIQUES GÉOGRAPHIQUES ET CLIMATOLOGIQUES.

Le massif de Paimpont est situé dans le synclinal de Martigné-Ferchaud qui repose sur le synclinorium médian du Massif Armoricaïn. Il en résulte que les

schistes rouges cambriens affleurent en auréoles à la périphérie, alors que les grès armoricains (ordovicien inférieur) occupent la partie centrale où s'étend la forêt. Ce massif culmine à 257 mètres et domine nettement les régions de Rennes, de Redon et de Ploermel.

De par sa position géographique, la région de Paimpont possède un climat atlantique tempéré à faibles amplitudes thermiques et à humidité atmosphérique élevée. Son originalité s'exprime par des précipitations plus élevées et par des amplitudes thermiques plus grandes que dans les régions voisines (Rennes - Ploermel) — ces deux caractères étant probablement dus à l'effet de l'altitude.

Les précipitations annuelles à Paimpont sont comprises entre 900 et 1 100 mm/d'eau. Pour une année donnée, le maximum des précipitations est atteint en hiver et au printemps (fig. 1, diagramme ombrothermique de GAUSSENS).

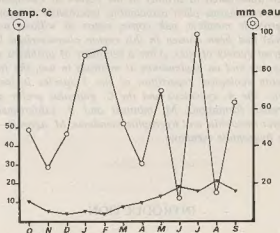


FIG. 1. — Diagramme ombrothermique de GAUSSENS.

Pendant l'hiver, les températures minimales descendent très fréquemment au-dessous de zéro degré centigrade. Les températures maximales subissent d'importantes variations. À partir du mois de mars, les températures moyennes augmentent régulièrement jusqu'au mois de juillet (mois le plus froid : janvier, 4,5°C ; mois le plus chaud : juillet, 18°C).

Au cours de l'année, les vents dominants sont orientés, selon les années, de secteur ouest, sud-

ouest, et parfois nord-ouest. En général, ils sont fréquents et forts en automne et en hiver, beaucoup plus rares et plus faibles au printemps et en été. Pendant l'hiver, lors des vagues de froid, les vents s'orientent alors de secteur est, nord-est.

Ainsi, le climat du massif forestier de Paimpont diffère profondément de celui des régions voisines de la Bretagne intérieure. Il se rattache nettement à celui des zones de Basse Bretagne, comme l'ont souligné la plupart des climatologues.

2. LA VÉGÉTATION (fig. 2).

Elle constitue actuellement le moyen le plus évident et le plus exploitable pour décrire et inter-

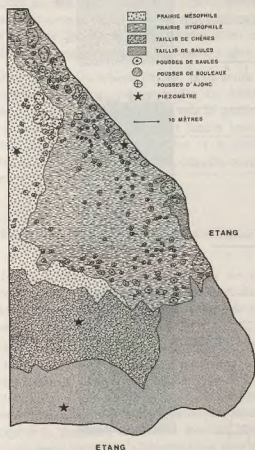


FIG. 2. — Carte de la végétation de la Zone d'étude.

préter un paysage. Sur notre aire d'échantillonnage, nous avons pu distinguer, en partant de l'étang : la prairie hygrophile, la prairie mésophile, le taillis de saules et de bouleaux, le taillis de chênes.

— La prairie hygrophile s'installe près du bord de l'étang. Elle est essentiellement composée de *Juncus effusus* (L.), et d'*Agrostis canina* (L.). Pendant trois ans, la végétation n'a pas été fauchée. Les feuilles mortes provenant des arbres de bois voisins forment avec la strate herbacée un lacis particulièrement dense.

— La prairie mésophile correspond à un milieu moins humide que le groupement végétal précédent. Nous y rencontrons essentiellement *Anthoxanthum odoratum* (L.), *Rumex acetosa* (L.), et *Leucanthemum vulgare* (LAM.). La litière provenant de la végétation morte est aussi épaisse que dans la prairie hygrophile.

— Le taillis de chênes pédonculés (*Quercus pedunculata*, EHRH.) et de chênes sessiles (*Quercus sessiliflora*, SALISB.) se développe dans les zones les plus sèches. Dans ces bois secs, la strate herbacée se présente sous deux faciès : un faciès à *Rubus fruticosus* (L.) et un faciès à *Pteridium aquilinum* (L.) sur les sols mieux drainés.

— Le taillis de saules (*Salix* sp.) et de bouleaux (*Betula pubescens*, EHRH.) parsemé de chênes pédonculés occupe souvent les sols plus ou moins humides. Dans ces bois, la Molinie (*Molinia caerulea*, L.) est l'espèce dominante de la strate herbacée.

3. PÉDOLOGIE (fig. 3).

Dans les quatre milieux précités, les sols présentent des différences notables :

— Dans le taillis de chênes, la litière foliacée se décompose rapidement, c'est pourquoi la couche Ao a une épaisseur de 1 centimètre seulement. Sous Ao apparaissent successivement un horizon A11 noirâtre de 6 à 7 centimètres, un horizon A 12 brun clair de 8 à 12 centimètres. En dessous s'installe l'horizon Bg hygromorphe, grisâtre et très compact. Son épaisseur

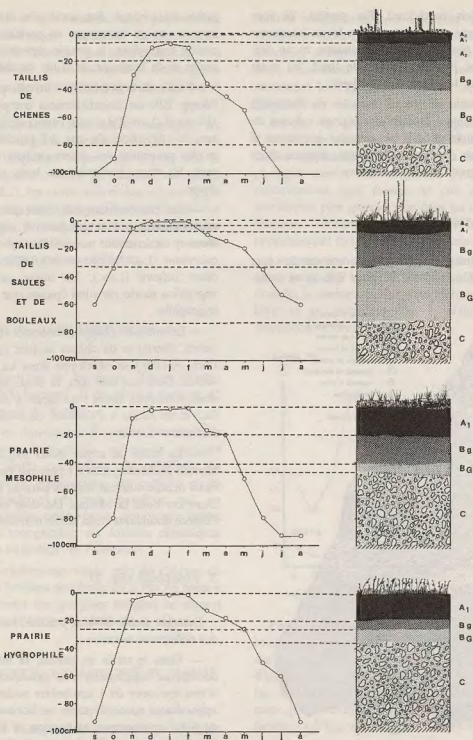


FIG. 3. — Variation de la nappe phréatique dans les profils pédologiques des quatre associations végétales étudiées.

est de 50 à 60 centimètres. Il repose directement sur la roche mère C (grès armoricains).

— Dans le taillis de saules et de bouleaux, la litière, essentiellement formée de débris de Molinie, se décompose lentement et donne naissance à un horizon Ao de 5 à 6 centimètres d'épaisseur, en dessous duquel apparaît un horizon lessivé A1, de 1 à 3 centimètres. Au-dessous, nous observons un horizon Bg ocre, de 20 à 25 centimètres d'épaisseur, et un horizon BG de 40 centimètres, reposant sur la roche mère C.

— Dans la prairie mésophile, nous observons un horizon holorganique d'une vingtaine de centimètres d'épaisseur. Ce type de sol, gorgé d'eau l'hiver, repose sur un horizon à pseudogley et à gley.

— Dans la prairie hygrophile, la succession des horizons est identique à celle de la prairie mésophile. Cependant, ce type de sol présente une hygromorphie plus marquée, la couche à pseudogley étant moins épaisse, avec renforcement de la couche à gley.

Dans chacun des milieux étudiés, nous avons suivi l'évolution du niveau piézométrique au cours des saisons (fig. 3). Nous constatons que la surface du sol dans le taillis de chênes n'est jamais immergée l'hiver, alors que les deux prairies et le taillis de saules et de bouleaux le sont du mois de novembre au mois de mars.

4. INVENTAIRE DE LA FAUNE MAMMALOGIQUE.

Il nous a paru nécessaire de dresser un rapide inventaire des différentes espèces présentes dans la région de Paimpont, sans toutefois donner une appréciation de leur densité.

Huit espèces d'insectivores ont pu être recensées : Le Hérisson d'Europe (*Erinaceus europaeus*, L.) ; la Taupe d'Europe (*Talpa europaea*, L.), et six espèces de Musaraignes. Parmi ces dernières, la Musaraigne carrel (*Sorex araneus*, L.) paraît la plus ubiquiste, puisqu'on la rencontre aussi bien dans les bois que dans les zones cultivées. Cependant, sa zone préférentielle semble se trouver au niveau des friches. La

Musaraigne pygmée (*Sorex minutus*, L.) est très rare. La Musaraigne aquatique (*Neomys fodiens*, PENNANT) est fréquente en bordure des cours d'eau et des étangs, tandis que la Musaraigne bicolore (*Crocidura leucodon*, HERMANN) ne s'observe qu'en petit nombre dans les zones boisées. Quant aux Musaraignes des jardins (*Crocidura suaveolens*, PALLAS) et aux Musaraignes musettes (*Crocidura russula*, (HERMANN)), relativement peu abondantes, elles fréquentent préférentiellement les zones de culture.

Parmi les rongeurs, l'Ecureuil d'Europe (*Sciurus vulgaris*, L.) est commun dans toutes les zones boisées. Il semble fréquenter particulièrement les parcelles de conifères âgés de 30 à 40 ans. Les graines de ces conifères lui fournissent une partie importante de sa nourriture. Le Lérot (*Eliomys quercinus*, L.) peu abondant, se rencontre dans toutes les parties cultivées, les granges et les anciennes carrières. Le Muscardin (*Muscardinus avellanarius*, L.) n'a été capturé qu'une seule fois en région de Paimpont en juin 1971.

Le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*, L.) est très fréquent en bordure des ruisseaux, des étangs et dans les prairies humides. Le Surmulot (*Rattus norvegicus*, BERKENHOUT) se trouve en grand nombre dans les fermes et les décharges. Le Rat noir (*Rattus rattus*, L.) est parfois observé dans les granges. Quant au Rat musqué (*Ondatra zibethicus*, L.), il construit ses huttes ou creuse ses terriers dans les berges des étangs et des mares.

Six espèces de petits rongeurs sont également observées. Trois espèces de Muridés : le Mulot (*Apodemus sylvaticus*, L.) présent dans tous les milieux, la Souris grise (*Mus musculus*, L.) peu abondante dans la nature, mais très fréquente dans les habitations ; le Rat des moissons (*Micromys minutus*, PALLAS) dont le biotope préférentiel se situe dans les zones humides, se rencontre également dans les landes xérophiles ou mésophiles, les prairies en friche et les cultures de céréales. Trois espèces de Microtidés sont observées dans la région de Paimpont : le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*, L.) qui se cantonne dans les prairies humides, le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*, SCHREBER)

dans les zones boisées, le Campagnol souterrain (*Pitymys subterraneus*, DE SELYS-LONGCHAMPS) dans les prairies, les zones de culture, les talus et les landes.

Dans la région de Paimpont, deux espèces de Lagomorphes sont communes : le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*, L.) qui fréquente les bordures des champs, les bois et les landes sèches ; le Lièvre brun (*Lepus capensis*, L.) qui est présent dans tous les milieux : forêts, landes, cultures.

Parmi les Ongulés, le Sanglier (*Sus scrofa*, L.) trouve d'une part sa nourriture dans la forêt et dans les cultures selon les saisons, et d'autre part ses baugees dans les taillis et les landes hautes. Son accroissement s'explique, en partie, par l'extension récente des cultures de maïs en Bretagne. Le Cerf (*Cervus elaphus*, L.) se maintient depuis sa réintroduction en 1949. Quant au Chevreuil (*Capreolus capreolus*, L.), sa diminution progressive est liée à une pression de chasse trop importante, à la réduction des jeunes taillis et enfin à une consanguinité excessive. Cependant, depuis trois ans, des efforts sont entrepris : plan de chasse, introduction par certains chasseurs d'animaux d'autres régions qui apportent ainsi un sang nouveau. Ces efforts semblent porter leur fruit, puisque le cheptel est en réelle augmentation.

Les Carnivores, en tant que prédateurs, ont une influence directe sur la plupart des espèces recensées dans la région de Paimpont. Nous trouvons un Canidé, le Renard (*Vulpes vulpes*, L.) très fréquent dans l'ensemble de la région. Parmi les Mustelidés : le Blaireau (*Meles meles*, L.) creuse son terrier dans les forêts et parfois dans les talus. La Belette (*Mustela nivalis*, L.) se rencontre dans tous les milieux, mais plus particulièrement dans les talus des champs clos ; l'Hermine (*Mustela hermina*, L.), beaucoup plus rare, semble liée aux zones relativement humides. Le Putois (*Putorius putorius*, L.) fréquente le pourtour des zones humides et des étangs. La Fouine (*Martes foina*, ERXLEBEN) trouve refuge soit dans la forêt, soit dans les nombreuses fermes abandonnées et dans les granges. La Martre des pins (*Martes martes*, L.) est abondante dans tout

le massif forestier de Paimpont. Enfin, la loutre d'Europe (*Lutra lutra*, L.) est parfois observée le long des cours d'eau et en bordures d'étangs.

II. — TECHNIQUE D'ÉTUDE

Dans la parcelle située au « Pas du houx », les rongeurs ont été étudiés par la technique des quadrats. Les pièges (modèle INRA sans appât, AUBRY, 1950) auxquels des dortoirs sont adjoints, sont disposés en lignes espacées de cinq mètres. La distance entre les pièges est, elle aussi, de cinq mètres. Le quadrat reste en position fixe toute l'année. Un piégeage comporte 417 pièges répartis ainsi : 88 dans le taillis de chênes, 88 dans le taillis de saules et de bouleaux, 65 en prairie mésophile, 176 en prairie hygrophile. Un piégeage d'une semaine par mois est effectué. Les animaux capturés sont marqués par amputation des phalanges des doigts, et relâchés sur leur lieu de capture. Les piégeages, commencés en mars 1970, se sont poursuivis jusqu'en février 1973.

III. — RÉPARTITION ÉCOLOGIQUE

Cinq espèces de rongeurs appartenant à deux sous-familles sont capturées au cours des piégeages par quadrat :

- Sous-famille des Murinae :
 - Mulot (*Apodemus sylvaticus*, LINNE).
 - Rat des moissons (*Micromys minutus*, PALLAS).
- Sous-famille des Microtinae :
 - Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*, SCHREBER).
 - Campagnol agreste (*Microtus agrestis*, LINNE).
 - Campagnol souterrain (*Pitymys subterraneus*, DE SELYS-LONGCHAMPS).

L'évolution du nombre de captures en fonction des différents mois montre que le niveau des effectifs est maximum en hiver et au début du printemps (mars-

avril) et qu'il est minimum en été (mai-juin-juillet) et en automne. Ces fluctuations reflètent essentiellement celles du Mulot sylvestre qui est l'espèce dominante :

Mois	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Jun	Juil	Total
Nombre total de captures	154	145	212	150	267	163	239	226	175	170	197	2 098

1. SEX RATIO.

Nous avons calculé la sex ratio selon la méthode exposée par LAMOTTE (1962) :

$$q_0 = \frac{\text{Nombre de mâles}}{\text{Nombre total d'individus}}$$

n = Nombre total d'individus différents capturés

L'intervalle de confiance avec coefficient de sécurité à 95 % sera :

$$\sigma = q_0 + 2 \sqrt{\frac{q_0 (1 - q_0)}{n}}$$

Nous obtenons pour l'ensemble des espèces, les résultats suivants :

Sex ratio

Mulot	0,456 ± 0,046
Rat des moissons	0,513 ± 0,036
Campagnol agreste	0,479 ± 0,092
Campagnol roussâtre	0,486 ± 0,074
Campagnol souterrain	0,626 ± 0,118

Pour les 4 premières espèces, la sex ratio ne s'écarte pas significativement de 0,5. Il est intéressant de constater qu'à l'inverse d'ELTON et al. (1931), MILLE (1958), TANTON (1965), MERMOD (1969), nous n'observons pas un nombre de mâles supérieur à celui des femelles. Seul le Campagnol souterrain présente une sex ratio favorable aux mâles.

En fait, ce calcul de la sex ratio à partir des piégeages n'est qu'une approche de la valeur réelle. En effet, la population est constituée d'adultes (mâles et femelles) et de jeunes. Parmi les adultes, les temps de résidence, voire même les espérances de vie, sont différents pour les mâles et les femelles. D'autre part,

au niveau des jeunes, si la sex ratio est voisine de 0,5 à la naissance, les travaux de ZEJDA (1968) montrent que chez le Campagnol roussâtre, la sex ratio varie de 69 % pour les embryons de 15 à 17 mm à 48-50 % pour ceux de 21 mm. Par ailleurs, au niveau des jeunes, le piégeage ne capture que des animaux sortant des terriers ou des nids, c'est-à-dire des animaux âgés de moins de trois semaines.

Ces différentes remarques nous ont amenés à tenter d'approfondir le problème, et à diriger un travail (1) relatif à la biologie de la reproduction, aux problèmes de piégeage, aux relations interindividuelles de deux espèces très communes dans la région : le Mulot et le Campagnol roussâtre.

2. DIVERSITÉ DES ESPÈCES.

Bien que la diversité ne caractérise pas à elle seule un peuplement, elle renseigne néanmoins sur le degré de complexité des peuplements et permet de comparer plusieurs biocénoses entre elles.

Nos indices de diversité sont calculés selon la formule de SHANNON et WEAVER.

Nous obtenons pour l'ensemble des captures dans chaque milieu étudié les résultats suivants :

Taillis de chênes	0,9804 bits
Taillis de saules et de bouleaux ..	1,1689 »
Prairie mésophile	3,6567 »
Prairie hygrophile :	2,6452 »

Il apparaît que les indices de diversité ont des valeurs plus faibles dans les milieux boisés que dans les prairies mésophile et hygrophile. Les milieux

(1) BOUVINEAU R., REYMAN J.M., RICHARD M.A. — Thèse de 3^e cycle en cours.

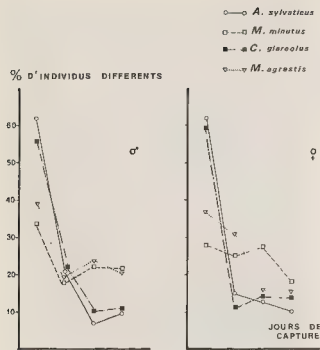


FIG. 4. — Pourcentage d'individus différents capturés au cours des quatre jours de piégeage.

boisés permettent donc l'installation d'un petit nombre d'espèces très bien représentées quantitativement. A l'inverse, les prairies abritent un plus grand nombre d'espèces représentées chacune par un nombre d'individus relativement plus faible et sensiblement comparable.

Ces valeurs d'indices de diversité sont à mettre en relation avec le degré de complexité de la physionomie végétale et l'hétérogénéité du milieu. Aussi, nous avons mis en corrélation les indices de diversité des associations végétales avec ceux obtenus pour chaque peuplement de rongeurs. Les indices de diversité des associations végétales sont calculés à partir des pourcentages de recouvrement établis selon le code de EMBERGER et selon la formule de SHANNON. Nous obtenons :

Taillis de chênes	1,14
Taillis de saules et de bouleaux	2,80
Prairie mésophile	3,56
Prairie hygrophile	3,59

Cette corrélation s'exprime sous forme d'un coefficient r , obtenu d'après la formule :

$$r = \frac{p}{\sigma_x \sigma_y}$$

p = covariance

σ_x } Ecarts types de deux séries de
 σ_y } variables (indices de diversité)

Nous obtenons : $r = 0,796$. Cette valeur permet de conclure qu'il existe une corrélation positive entre les indices de diversité animaux et végétaux. Ainsi, dans les différentes associations végétales, la diversité des peuplements de rongeurs est en corrélation étroite avec le degré de complexité structurale de la végétation.

3. ESPÈCES PRÉFÉRANTES.

En utilisant le test t de STUDENT, nous pouvons souligner la liaison de certaines espèces avec une ou plusieurs associations végétales.

Les cinq espèces de rongeurs capturés se répartissent différemment. Certains, comme le Mulot, sont ubiquistes, d'autres, comme le Rat des moissons ou le Campagnol souterrain, ne fréquentent que des associations végétales physionomiquement proches comme les prairies mésophile et hygrophile. C'est pourquoi nous ne pouvons parler d'espèces caractéristiques, qui par définition sont exclusives d'une association, mais plutôt, comme le définit DAJOZ (1971), d'espèces préférantes ou tytochènes. L'espèce préférante existe en effet dans plusieurs biocénoses voisines, mais préfère cependant l'une d'elles.

La figure 5 résume l'ensemble des résultats obtenus en comparant les associations deux à deux. Le signe + indique une différence significative, le signe — une différence non significative, le chiffre 0 l'absence de capture.

Il apparaît que, bien que présent partout, le Mulot est une espèce préférante des formations boisées (TC et SB), alors que le Rat des moissons est celle des prairies mésophile et hygrophile (PM et PH). Chez les Microtidés, le Campagnol roussâtre est l'espèce

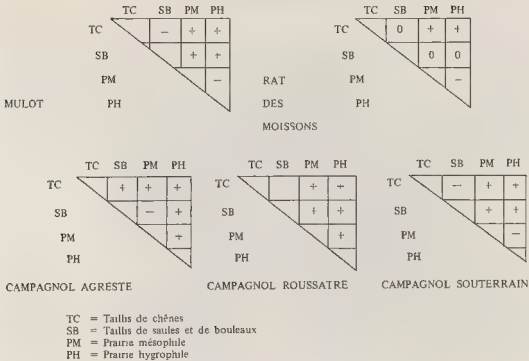


FIGURE 5

préférante des formations boisées, et le Campagnol agreste des prairies mésophile et surtout hygrophile. Quant à la répartition du Campagnol souterrain, très lié aux prairies, elle ne présente pas de différence significative entre l'hygrophilie et la mésophilie.

4. CYCLES ANNUELS DES DIFFÉRENTES POPULATIONS (fig. 6).

Les relevés effectués régulièrement sur le quadrat nous permettent d'observer de manière précise les fluctuations saisonnières des différentes populations. Pour comparer les différentes associations végétales entre elles, nous avons ramené les effectifs de captures à 100 pièges.

a) Taillis de chênes.

En périodes automnale et hivernale, ce peuplement est pratiquement monospécifique : seul le Mulot est capturé abondamment (moyenne des captures :

54,6 pour 100 pièges). En période post-hivernale et estivale, la dominance du Mulot s'atténue progressivement ; le nombre de captures diminue jusqu'à la fin de l'été (moyenne des captures : 34 pour 100 pièges). Pendant ce temps, le Campagnol roussâtre colonise rapidement le taillis et devient l'espèce dominante en fin de printemps et au début de l'été.

Les captures accidentelles des autres espèces au cours de l'année (novembre : Rat des moissons ; novembre, janvier, juin : Campagnol agreste ; octobre : Campagnol souterrain) semblent indiquer que le taillis de chênes n'est utilisé que comme zone de passage par ces diverses espèces.

b) Taillis de saules et de bouleaux.

Le peuplement en rongeurs de cette association montre une analogie importante avec celui du taillis de chênes. Comme précédemment, le Mulot et le Campagnol roussâtre se partagent, selon les saisons, le maximum des captures. Les autres espèces, soit désertent le milieu en toute saison, tel le Rat des

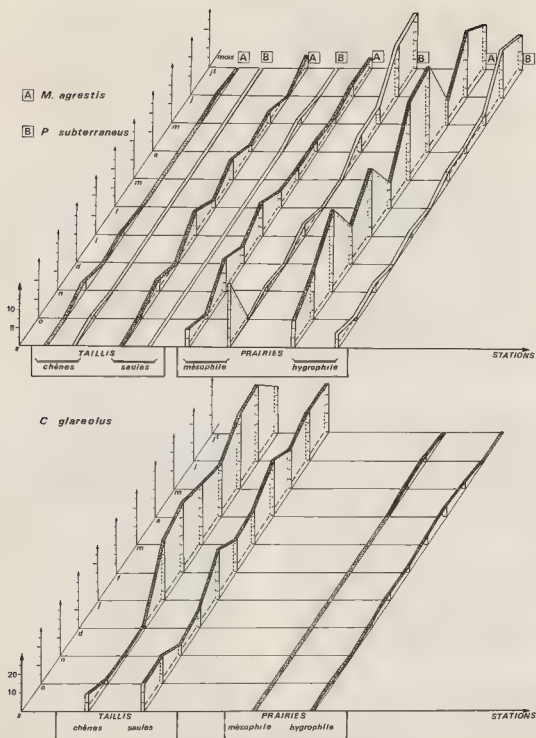
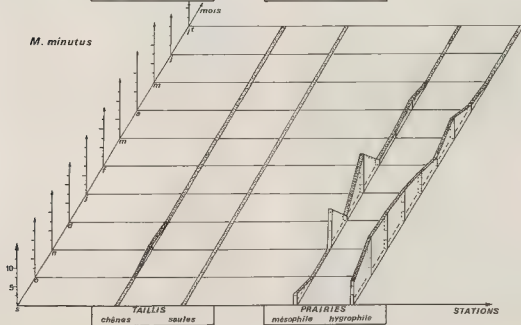
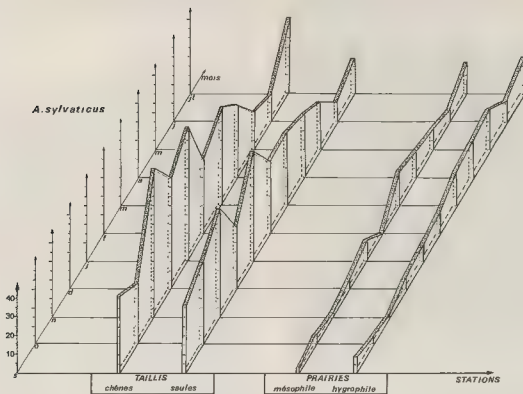


FIG. 6. — Comparaison de l'évolution saisonnière des différentes espèces dans les quatre associations végétales



moissons, soit traversent la zone à un moment déterminé, comme le Campagnol souterrain au mois de mai.

— En périodes automnale et hivernale, le Mulot est l'espèce dominante. Cependant, son abondance est sensiblement plus faible que dans le taillis de chênes. Deux autres espèces peuplent cette zone : le Campagnol roussâtre et le Campagnol agreste. Les fluctuations saisonnières du Campagnol roussâtre, analogues à celles observées dans le taillis de chênes, montrent cependant un minimum hivernal nettement moins accusé. La présence du Campagnol agreste, épisodique dans le taillis de chênes, devient régulière dans le taillis de bouleaux, avec un optimum de fréquentation en hiver, en liaison avec l'humidité plus forte du sous-bois à cette période.

— Les périodes printanière et estivale apportent peu de changements dans la composition du peuplement de rongeurs. Cependant, on observe, comme dans le taillis de chênes, un changement de dominance au cours de l'été, le Campagnol roussâtre ayant alors un taux de capture plus important que celui du Mulot.

c) *Prairie mésophile.*

La densité totale mensuelle de rongeurs fréquentant la prairie mésophile, comparée à celle des autres zones, est toujours la plus faible.

Diverses espèces se succèdent au cours du cycle annuel pour exploiter la prairie mésophile. Seuls le Mulot et le Campagnol agreste restent régulièrement présents, bien que leur abondance respective subisse des fluctuations.

— La saison hivernale est la seule période où le Rat des moissons colonise la prairie, avec toutefois une abondance variable selon le mois considéré. Le Mulot et le Campagnol agreste ont une densité sensiblement équivalente, mais il faut noter que celle du Mulot atteint un minimum à cette période, alors que celle du Campagnol agreste est à son maximum.

— Les périodes printanière et estivale sont caractérisées par la présence du Campagnol souterrain dont les captures irrégulières au cours de l'hiver

augmentent très sensiblement en été. Signalons également la présence de quelques Campagnols roussâtres en mai et juin.

d) *Prairie hygrophile.*

Le peuplement en rongeurs de cette zone diffère relativement peu de celui de la prairie mésophile. Les cycles saisonniers de plusieurs espèces se présentent de la même façon, ainsi : les effectifs de Mulots et de Campagnols souterrains augmentent régulièrement du printemps jusqu'à la fin de l'été, quel que soit le type de prairie. De même, le Rat des moissons colonise les deux prairies en hiver. Cependant, des différences importantes apparaissent :

— En période hivernale, le Campagnol roussâtre, absent pratiquement toute l'année de la prairie mésophile, est régulièrement capturé dans la prairie hygrophile, bien qu'en nombre réduit. Le Rat des moissons occupe, des mois de septembre à janvier, la prairie hygrophile, avec des effectifs nettement supérieurs à ceux des prairies mésophiles. A partir de février, nous constatons que l'espèce diminue fortement pour disparaître en mai. Précisons toutefois qu'un certain nombre des Rats des moissons est pourtant encore présent sur la prairie, puisque plusieurs nids contenant des jeunes sont trouvés au cours du printemps et de l'été. Malheureusement la méthode de piégeage au sol employée ne s'adapte pas, à cette époque, aux conditions de déplacement en hauteur des animaux.

— En période estivale, la comparaison en prairie hygrophile et mésophile des abondances de trois espèces met en évidence quelques particularités :

- Les Mulots exploitent en plus grand nombre la prairie hygrophile.

- Le Campagnol agreste, espèce caractéristique de la prairie hygrophile, se reproduit particulièrement dans cette zone. La dynamique de cette espèce est donc différente de celle observée en prairie mésophile où les effectifs de Campagnols agreste diminuent durant cette période.

- Le Campagnol souterrain a, en prairie hygrophile, une distribution annuelle plus régulière qu'en prairie mésophile, et l'augmentation estivale des

effectifs est légèrement moins accusée que dans la prairie mésophile.

e) Discussion.

L'étude du cycle annuel de fréquentation des rongeurs dans les quatre associations végétales montre que le Mulot est l'espèce la plus commune. En effet, comme le remarquent la plupart des auteurs : MILLER (1958), ZEJDA (1965), BIRKAN (1968), cette espèce présente une grande adaptabilité écologique.

— Le Mulot, dont le biotope préférentiel est cependant le taillis forestier, apparaît en beaucoup plus grand nombre dans les piègages d'hiver et du début du printemps. Ce phénomène a déjà été observé par de nombreux auteurs : MILLER (1958), TANTON (1965), MERMOD (1969).

La diminution hivernale des effectifs en zones boisées et, corrélativement, l'augmentation de ceux-ci en zones de prairies au printemps, laissent supposer qu'il existe un « glissement » d'une partie de la population d'un milieu vers l'autre, ce que confirment de nombreuses recaptures. Un cycle saisonnier de déplacement des Mulots existe donc entre les formations boisées occupées en périodes automnale et hivernale, et les formations herbacées exploitées en périodes printanière et estivale.

— Le Rat des moissons occupe essentiellement les prairies mésophile et hygrophile. La capture plus abondante de cette espèce en hiver s'explique par un comportement différent de l'animal qui cherche en cette période un endroit approprié à terre (PIRCHOCKI, 1958), représenté, dans nos régions, par le chaume, la paille laissée sur le champ, ou la litière sur les prairies.

— Le Campagnol agreste, peu représenté dans les formations boisées, séjourne préférentiellement dans les zones de prairie à tendance hygrophile ; leur couverture végétale herbacée, constituant un épais latic, semble indispensable à la présence de l'animal.

— Le Campagnol souterrain fréquente essentiellement les prairies, et sa présence accidentelle dans les zones boisées est le fait d'animaux de passage. Le

maximum de population est atteint au printemps dans les prairies mésophiles.

— Le Campagnol roussâtre semble très lié aux formations boisées. Les effectifs subissent au cours de l'année des fluctuations très importantes et cycliques : un maximum au printemps et au début de l'été, un minimum en hiver. Un tel schéma a été retrouvé dans la littérature (MERMOD, 1969), mais il existe des modèles différents à deux maxima, au printemps et à l'automne (ZEJDA, 1962 ; NEWSON, 1963 ; KIKKAWA, 1964 ; KRATOCHVIL et GAISLER, 1967 ; BIRKAN, 1969).

De telles fluctuations peuvent être liées à de nombreux facteurs dont l'importance est variable dans la régulation des populations :

— facteurs dépendant de la densité et qui modifient les taux de mortalité et de fécondité et qui peuvent même interrompre momentanément la reproduction ;

— facteurs alimentaires qui influencent la compétition intraspécifique ;

— les relations prédateurs-proie ;

— facteurs génétiques (MYERS et KREBS, 1974) qui expliquent en partie « les effets de masse ou de groupe » déjà observés par beaucoup d'auteurs.

Le schéma obtenu à Paimpont semblerait lié à l'existence d'un arrêt de la reproduction dès le mois d'octobre, à la possibilité d'échanges entre les diverses formations végétales, et enfin aux conséquences d'une compétition entre le Mulot et le Campagnol roussâtre. Cette dernière hypothèse est appuyée par le fait que le maximum du Campagnol roussâtre s'accompagne d'un minimum d'effectifs du Mulot et inversement.

5. INFLUENCE DE FACTEURS ABIOTIQUES SUR LA COLONISATION DU MILIEU PAR LES RONGEURS.

Nous avons montré que, suivant les milieux, les rongeurs se répartissent différemment. Aussi avons-nous cherché l'influence de certains facteurs sur la répartition des différentes espèces.

a) *Influence du substrat sur la construction du terrier.*

Sur plusieurs années, du mois de mai au mois de septembre, nous avons utilisé la technique du déterrage pour voir l'influence du substrat sur la construction du terrier. Après avoir repéré le terrier d'une espèce, nous injectons un plâtre très liquide qui colore et marque les galeries. Celles-ci sont ouvertes ensuite. Nous ne repérons que la position des galeries et du nid par rapport aux horizons pédologiques.

— Dans le taillis de chênes, deux espèces sont prédominantes : le Mulot et le Campagnol roussâtre. Dans l'un et l'autre cas, près de 90 % des terriers prennent naissance à partir de souches d'arbres. De plus, les souches mortes en voie de décomposition sont utilisées préférentiellement. Les galeries sont toujours superficielles et situées juste en dessous de l'horizon humifère.

— Dans le taillis de saules et de bouleaux, les touradons de Molinie sont nombreux. La majorité des terriers prend naissance au pied de ces touradons ou des souches d'arbres. Les galeries sont très superficielles, à 4 ou 5 centimètres de profondeur, c'est-à-dire dans l'horizon A. Par ailleurs, de nombreux nids de Mulots et de Campagnols sont trouvés au centre des touradons de Molinie.

— Dans la prairie mésophile, les terriers sont toujours situés à une profondeur inférieure à 20 centimètres, c'est-à-dire toujours dans l'horizon A.

— Dans la prairie hygrophile, la répartition verticale est identique. Cependant, pour deux espèces (Mulot et Campagnol souterrain), le terrier affleure l'horizon Bg à pseudogley.

b) *Influence du niveau piézométrique.*

La nappe phréatique présente, comme nous l'avons vu, de grandes variations selon les milieux et les saisons. Il est intéressant de comparer les fluctuations du niveau d'eau dans le sol avec la colonisation des milieux par les différentes populations de rongeurs.

— Dans le taillis de chênes, milieu le plus sec, les

variations du niveau d'eau dans le sol n'influencent pas la présence des Mulots et des Campagnols roussâtres, puisque la nappe phréatique est toujours située au-dessous du niveau des terriers les plus profonds.

— Dans le taillis de saules et de bouleaux, milieu qui subit une inondation partielle du mois de décembre au mois de mars, l'influence du niveau piézométrique s'observe de manière très nette chez le Campagnol roussâtre. Cette espèce apparaît en assez grand nombre dans les formations boisées au printemps. Il est intéressant de constater que l'augmentation des effectifs dans le taillis de chênes s'observe dès le mois de janvier, alors qu'elle ne se manifeste qu'au mois d'avril dans le taillis de saules et de bouleaux, c'est-à-dire lorsque l'horizon A est exondé.

— Dans les prairies mésophile et hygrophile, la présence du Mulot sylvestre et du Campagnol souterrain semble directement liée à la montée de l'eau au niveau de l'horizon A. En effet, ces deux espèces apparaissent en beaucoup plus grand nombre dès le mois de mars, c'est-à-dire lorsque le niveau d'eau se trouve en-dessous de l'horizon A. Le maximum de fréquentation du milieu est observé lors des mois les plus secs (juillet à septembre). Dès le mois d'octobre, la forte diminution des effectifs semble en corrélation avec l'humidité du sol, puisque des piégeages sur les champs avoisinants de niveau plus élevé, mieux ressuyés et par là même beaucoup plus secs, ont toujours donné un bon nombre de captures.

Quant au Campagnol agreste, sa présence sur les prairies ne semble pas directement liée aux variations de la nappe phréatique, puisqu'il est plus abondant en hiver sur les prairies mésophiles, et que ses effectifs évoluent peu au cours des saisons en zone hygrophile. En fait, dans ces milieux, le Campagnol agreste se situe essentiellement dans le lacis épais de végétation dans lequel il établit son nid et ses passages.

L'observation de la position des terriers dans les différentes zones prospectées montre que, quel que soit le milieu, les terriers des différentes espèces de rongeurs sont toujours creusés dans l'horizon A. Par ailleurs, le niveau piézométrique par rapport à cet horizon est un facteur de régulation de la colonisation du milieu par les rongeurs.

IV. — ÉCOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Le remaniement et l'utilisation agricole de plusieurs parcelles nous a permis de mieux cerner l'influence de certains facteurs écologiques. Les zones de prairie mésophile et hygrophile ont subi au cours du mois d'octobre un passage au rotavator. Le passage du rotavator a pour conséquence de détruire totalement la végétation qui est hachée et enterrée. Sur ces prairies humides où l'horizon A est réduit, ce passage a aussi pour effet de mélanger les horizons et de briser les mottes. La terre pulvérisée se tasse et il se forme une semelle de labour à une vingtaine de centimètres de profondeur. De ce fait, la croûte humifère A repose sur des sols très humides Bg ; l'eau ne peut plus s'infiltrer correctement et le terrain devient rapidement asphyxiant.

La recolonisation par la végétation a été suivie (fig. 7) dans les deux types de prairies. Pour cela, nous évaluons le pourcentage de recouvrement du sol par la végétation selon les cotations du CEPE (Montpellier) dans six stations de un mètre carré.

Après passage du rotavator, quatre espèces de rongeurs sont capturées sur le quadrat. Deux le sont

INDICES DE RECOUVREMENT

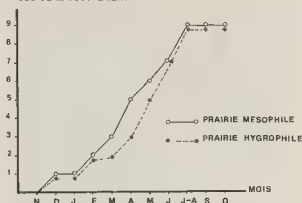


FIG. 7. — Evolution de la végétation après le passage du rotavator dans les prairies mésophile et hygrophile (selon la cotation du C.E.P.E.).

de manière régulière (puisque très liées aux formations boisées) : le Mulot et le Campagnol roussâtre (respectivement 467 et 132 captures), deux autres très épisodiquement : le Rat des moissons et le Campagnol agreste, puisque nous n'en avons capturé respectivement que 6 et 10 au cours du cycle annuel.

Par ailleurs, les résultats globaux font apparaître une diminution très nette des captures par rapport à la première phase de notre étude. Nous obtenons en effet :

Mois	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Sept.	Oct.	Total
Nombre total de captures	78	73	40	43	36	43	55	30	81	81	55	615

Au niveau de la sex ratio, les valeurs sont proches de 0,5, puisque nous obtenons pour les deux espèces les mieux représentées :

- Mulot 0,574 ± 0,07
- Campagnol roussâtre . 0,571 ± 0,118.

1. ETUDE DE L'ÉVOLUTION ANNUELLE (fig. 8).

En raison de la diminution des captures, nous n'envisagerons que les fluctuations de deux espèces représentées de manière significative : le Mulot et le Campagnol roussâtre.

a) *Prairie mésophile.*

Quoi qu'en petit nombre, le Mulot est une espèce constante durant la plus grande partie de l'année. Quant au Campagnol roussâtre, il n'apparaît dans cette association que de manière très épisodique (novembre, avril).

b) *Prairie hygrophile.*

Le nombre de Mulots est très faible. Une augmentation nette des effectifs est cependant observée en été. Le Campagnol roussâtre n'y est présent qu'en petit nombre et de manière sporadique.

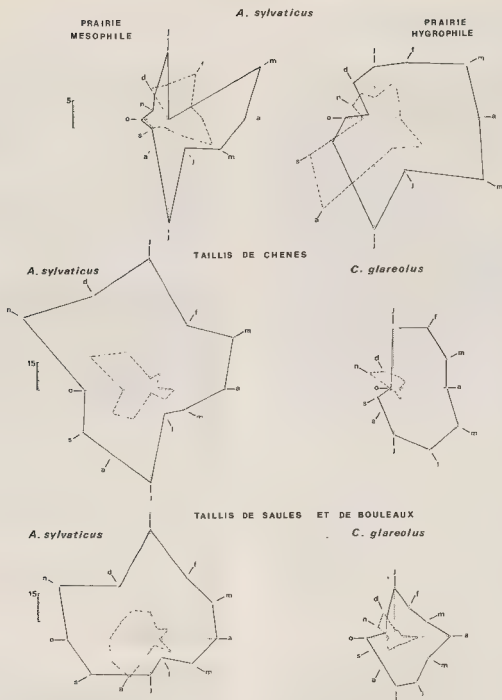


FIG. 8. — Comparaison des effectifs mensuels d'*Apodemus sylvaticus* et de *Clethrionomys glareolus* avant et après passage du rotavator sur les prairies.

c) *Taillis de chênes.*

La population de Mulots diminue de manière sensible du mois de novembre au mois d'avril, suivie d'une augmentation au cours des mois d'été. Cette même diminution hivernale est observée chez le Campagnol roussâtre qui présente ensuite des effectifs très faibles au cours de l'été.

d) *Taillis de saules et de bouleaux.*

Après une décroissance lente, du mois de novembre au mois de février, le nombre de Mulots présente une stabilité relative jusqu'au mois de juin, suivie d'une augmentation importante au cours des mois d'été. De son côté, le nombre de Campagnols roussâtres diminue rapidement au mois de janvier, puis reste faible mais stable au cours du reste du cycle annuel (à l'exception du pic observé au cours du mois d'avril).

2. COMPARAISON DES DIFFÉRENTES POPULATIONS AVANT ET APRÈS LE PASSAGE DU ROTAVATOR.

La comparaison des différents résultats de piégeage avant et après le passage du rotavator fait apparaître un certain nombre de faits.

Au niveau des cycles annuels, nous constatons une diminution importante des captures après le passage du rotavator (2 098 avant ; 615 après).

L'étude des rongeurs fréquentant le quadrat après passage du rotavator montre que certaines espèces : Rat des moissons, Campagnol agreste, Campagnol souterrain, très liées aux prairies mésophile et hygrophile, voient leurs effectifs se réduire considérablement et même disparaître complètement. Ainsi, nous n'enregistrons aucune capture de Campagnol souterrain, six captures de Rat des moissons, et 11 captures de Campagnol agreste. Pour les autres espèces, les deux périodes nous montrent :

— que l'évolution annuelle du Mulot avant et après passage du rotavator a sensiblement le même aspect. Seul, le nombre d'individus est différent (fig 8) ;

— que dans le taillis de chênes, de saules et de bouleaux, les courbes de captures avant et après remaniement de la prairie, sont semblables, avec les mêmes diminutions en hiver et au début du printemps, et les mêmes augmentations au début de l'été. Toutefois, si nous comparons les effectifs, nous observons que les densités de captures les premiers mois après le passage du rotavator sont environ le quart de ce qu'elles étaient l'année précédente. Ce décalage s'atténue sensiblement vers la fin de l'été. Des constatations semblables peuvent être faites sur les prairies mésophile et hygrophile.

Chez le Campagnol roussâtre, le passage du rotavator entraîne une disparition quasi-totale de l'espèce sur les prairies. Dans le taillis de chênes, nous assistons à une diminution lente mais progressive du nombre d'animaux après passage du rotavator. Les fluctuations saisonnières très marquées avant le remaniement n'apparaissent pratiquement pas et nous observons un déficit important d'animaux au cours de la seconde période. Dans le taillis de saules et de bouleaux, les courbes avant et après le passage du rotavator sur la prairie sont sensiblement parallèles. Toutefois, nous constatons au cours de la seconde période une diminution importante des animaux.

L'étude de la dynamique des populations de rongeurs dans les quatre associations végétales du « Pas du houx » après le passage du rotavator permet de préciser le rôle et l'importance des facteurs intervenant dans la répartition des espèces peuplant les prairies, et d'apprécier l'influence des zones herbacées sur la régulation des populations des milieux boisés.

Les horizons pédologiques, la litière et la végétation ont un impact variable selon les espèces de rongeurs. Ainsi : les couches superficielles du sol non transformées sont des facteurs essentiels à la pénétration du Campagnol agreste et du Campagnol souterrain dans une association végétale, car elles servent de support à la construction de leurs nids et de leurs galeries. Alors que la litière (A_m) et les couches organiques (A_0) sont naturellement distinguables dans les prairies de la région par suite d'une dégradation lente de la végétation sur sols acides, il n'en est plus de même après passage du rotavator.

L'exploitation des prairies par le Campagnol agreste et le Campagnol souterrain est alors beaucoup plus faible, le nombre de galeries se réduisant considérablement.

La végétation herbacée joue un rôle secondaire dans la présence des Campagnols agreste et souterrain, mais primordial dans la colonisation des prairies par le Rat des moissons. En effet, cette espèce construit des nids aériens et la destruction de la végétation après le passage du rotavator entraîne une chute brutale des effectifs de Rat des moissons au cours de l'année. La recolonisation des groupements végétaux à la fin d'un cycle annuel ne reconstitue cependant pas la population d'origine de Rat des moissons, et la présence de la litière apparaît donc comme un facteur nécessaire à l'implantation de ce rongeur, la litière fournissant d'une part, un lacs de végétation indispensable au déplacement de cette espèce et d'autre part un apport trophique (présence de graines et d'insectes) important.

L'impact trophique des prairies sur les effectifs des populations de rongeurs peuplant les associations voisines (taillis de chênes ou de bouleaux) se manifeste surtout au niveau de deux espèces : le Mulot et le Campagnol roussâtre — la destruction de la litière et de la végétation des prairies amenant une chute brutale des populations réparties dans les taillis. Les populations des milieux boisés semblent donc trouver sur les prairies une source complémentaire de nourriture indispensable. Le passage du rotavator semble rompre cette liaison trophique et avoir un impact d'autant plus important que les effectifs de la population d'origine sont faibles. Ainsi, le Campagnol roussâtre subit une fluctuation annuelle beaucoup plus forte que celle du Mulot.

CONCLUSION

Le premier problème qui se pose en écologie est celui de l'échantillonnage. Beaucoup d'auteurs utilisent le quadrat comme base de travail (BRANT, 1962 ;

GOLLEY, 1961 ; MERMOD, 1969). Le quadrat donne à un moment donné une « photographie » des populations de rongeurs peuplant le même secteur d'étude. La succession des images obtenues aboutit à en déduire leurs déplacements, et donne une partie des éléments nécessaires à l'établissement des tables de survie. Les surfaces piégées par les différents auteurs sont généralement réduites à un quart ou un demi-hectare. D'autres auteurs échantillonnent sur des populations à chaque fois différentes (SPITZ, 1963 ; MEYLAN et MOREL, 1970 ; BELLIER, 1974) et réparties sur des parcelles éloignées les unes des autres. Dans ce cas, les « unités de piégeage » sont presque toujours en ligne. Cette méthode nécessite de travailler sur de vastes surfaces homogènes. En fait, le problème essentiel réside dans l'évaluation d'une « densité locale » (SPITZ, 1974) ou de rechercher les causalités de la présence des rongeurs en un endroit donné.

Ce type d'étude nous a permis d'évaluer les fluctuations saisonnières des populations, non par une densité absolue, mais par un « indice » (rendement/100 pièges). Par ailleurs, l'étude prolongée sur le même secteur permet d'approfondir les exigences écologiques des différents types de rongeurs vivant sur les milieux et de mettre en évidence un certain nombre de facteurs responsables de la régulation des populations à une période donnée, ainsi que les mouvements de populations d'une association végétale vers une autre.

Deux problèmes essentiels ont retenu notre attention :

A. RÉPARTITION ÉCOLOGIQUE.

L'étude entreprise sur les populations de rongeurs du « Pas du houx » permet de préciser qu'au niveau de la diversité, les formations boisées permettent l'installation d'un petit nombre d'espèces bien représentées numériquement, alors que les prairies renferment un nombre d'espèces beaucoup plus important, représentées par un nombre d'individus identique. Par ailleurs, nous avons établi une corrélation nette entre la plus grande diversité des peuplements de

rongeurs et le degré de complexité structurale de la végétation. En fait, l'étude expérimentale sur les prairies nous montre que la végétation agit de deux manières et sous deux formes différentes :

— d'une manière directe, en fournissant au niveau des prairies un apport trophique aux espèces vivant dans les bois et sur les prairies ;

— d'une manière indirecte, par sa litière, en offrant selon les saisons une zone préférentielle dans laquelle se remettent les Rats des moissons, les Campagnols agreste et souterrain.

Par ailleurs, d'autres facteurs peuvent intervenir sur la répartition des rongeurs. Parmi eux, le substrat et surtout l'horizon A sont essentiels au creusement des galeries, comme le démontrent les mélanges des horizons A au gley après le passage du rotavator. Enfin, l'évolution de la nappe phréatique conditionne en partie la présence saisonnière des différentes espèces dans la mesure où elle atteint l'horizon A, et particulièrement dans des zones privées de litière.

B. CYCLES ANNUELS.

Tout au long du cycle annuel, les différentes espèces de rongeurs ne se répartissent pas au hasard dans les différentes associations végétales. Le quadrat nous a permis de préciser que le Mulot et le Campagnol roussâtre sont les espèces préférantes des formations boisées. En revanche, le Rat des moissons et le Campagnol souterrain sont très liés aux prairies mésophiles et hygrophiles. Enfin, le Campagnol agreste marque une tendance très nette à occuper préférentiellement la prairie hygrophile.

La plupart des populations de rongeurs présentent des fluctuations saisonnières ou étalées sur plusieurs années. Les variations de populations à long terme mises en évidence chez les rongeurs arctiques et chez le Campagnol des champs (ELTON, 1942 ; SPITZ, 1972), semblent beaucoup moins spectaculaires dans nos populations locales et plus spécialement chez les rongeurs sylvicoles.

Le Mulot présente un cycle annuel marqué par une présence importante en forêt l'hiver. De nombreux auteurs ont remarqué ce phénomène dans des formations différentes : MILLER (1958), KIKKAWA (1964), MERMOD (1969), BIRKAN (1968). Les causes de cette reproduction tardive n'ont été que peu étudiées ; toutefois, LELOUARN et SCHMITT (1972) ont montré que ces fluctuations pouvaient être dues à une augmentation de la quantité de nourriture par suite de la chute de graines en hiver. Par ailleurs, ces mêmes auteurs ont montré une coïncidence entre l'augmentation de la production de faines et le nombre de Mulots. Ceci a pour effet d'allonger la saison de reproduction et de donner un maximum de densité en hiver.

Le Campagnol agreste, lié aux prairies mésophiles et hygrophiles, présente dans ces milieux une alternance en fonction des saisons. En hiver, il est abondant dans les prairies mésophiles, puis diminue au début du printemps. En revanche, dans les prairies hygrophiles, ses effectifs, bas en hiver, augmentent fortement au printemps. Nous assistons donc ici encore à un glissement de population d'un milieu à l'autre en fonction des saisons.

Le Campagnol roussâtre présente une augmentation des captures de janvier à juin-juillet, puis une diminution importante en automne et au début de l'hiver. Ce cycle à un seul maximum présente, comme nous l'avons vu, des différences avec certains auteurs, et des analogies avec d'autres. Par ailleurs, comme nous l'avons montré, le climat, marqué par l'altitude relativement élevée, peut avoir des répercussions sur les cycles de reproduction.

L'étude des populations de rongeurs du « Pas-du-houx » nous amène donc à conclure que l'intrication des paysages végétaux semble, en fonction des saisons, favoriser la répartition écologique des différentes espèces. Ainsi, la mosaïque des paysages favorise un brassage rapide des différentes populations de rongeurs qui peuvent rapidement quitter un milieu pour un autre quand leurs exigences écologiques (site du terrier ou du nid, nourriture disponible, zones de déplacement...) ne sont plus satisfaites.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRZEJEWSKI (R.), 1963. — Processes of incoming, settlement and disappearance of individuals and variations in the number of small rodents. *Acta Theriol.*, **7**, 169-213.
- AUBRY (J.), 1950. — Deux pièges pour la capture de petits rongeurs vivants. *Mammalia*, **14**, 174-177.
- BELLIER (L.), 1974. — Applications de l'analyse des données à l'écologie des rongeurs de la savane de Lamto (R.CI). *Thèse doctorat d'état*, Paris.
- BIRKAN (M.), 1968. — Répartition écologique et dynamique des populations d'*Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus* en pinède de Rambouillet. *La Terre et la Vie*, **3**, 231-273.
- BRANT (D.H.), 1962. — Measures of the movements and population densities of small rodents. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **62**, 105-184.
- BROWN (L.E.), 1954. — Small mammal populations at Silwood park field Center, Berkshire England. *J. Mammal.*, **35**, 161-176.
- CHITTY (D.), 1937. — A ringing technique for small mammals. *J. Anim. Ecol.*, **6**, 36-53.
- DAJOZ (R.), 1971. — Précis d'Ecologie. *Dunod*, Paris.
- ELTON (C.), 1942. — Voles, Mice and Lemmings. *Clarendon press*, Oxford.
- ELTON (C.), FORD (E.B.), BAKER (J.R.) et GARDNER (A.D.), 1931. — The health and parasites of a wild mouse population. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1931, 657-721.
- EMBERGER et Coll., 1968. — Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. *C.N.R.S.*, Paris.
- GOLLEY (F.B.), 1961. — Interaction of natality, mortality and movement during one annual cycle in a *Microtus* population. *Am. Mid. Nat.*, **66**, 152-159.
- KIKKAWA (J.), 1964. — Movement activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in Woodland. *J. Anim. Ecol.*, **33**, 259-299.
- KRATOCHVIL (J.) et GAISLER (J.), 1967. — Die Sukzession der kleinen Erdsäuger in einem Bergwald Sorbeto-Piceetum. *Zool. listy*, **16** (4), 301-324.
- LAMOTTE (M.), 1962. — Initiation aux méthodes statistiques en Biologie. *Masson*, p. 1-144.
- LE LOUARN (H.) et SCHMITT (A.), 1972. — Relations observées entre la production de faines et la dynamique de population du Mulot *Apodemus sylvaticus* (L.) en forêt de Fontainebleau. *Ann. Sci. forest.*, **30**, (2), 205-214.
- MERMOD (C.), 1969. — Ecologie et dynamique des populations de trois rongeurs sylvoicoles. *Mammalia*, **33**, 1, 1-57.
- MEYLAN (A.) et MOREL (J.), 1970. — Une pullulation de Campagnols terrestres (*Arvicola terrestris*, L.). *Rev. Suisse Zool.*, **77**, 705-712.
- MILLER (R.S.), 1958. — A study of wood mouse population in Wytham woods, Berkshire. *J. Mamm.*, **39**, 477-493.
- MYERS (J.) et KREBS (C.), 1974. — Population cycles in rodents. *Scientific American*, June 1974, 38-46.
- NEWSON (R.), 1963. — Difference in number reproduction and survival between two neighbouring populations of Bank Voles (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology*, **44**, 110-120.
- PIECHOCKI (R.), 1958. — Die Zwergmaus *Micromys minutus*, Pallas. *Dieneubrehm-Bücherei*, 1-56.
- SPITZ (F.), 1963. — Les techniques d'échantillonnage utilisées dans l'étude des populations de petits Mammifères. *La Terre et la Vie*, p. 203-237.
- SPITZ (F.), Les fluctuations de populations chez *M. arvalis* Pallas dans les polders de la baie de l'Aiguillon (Vendée). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **257**, 3491-3494.
- SPITZ (F.), 1963, 1964. — Etude des densités de population de *Microtus arvalis* -Pall. à Saint-Michel en l'herm (Vendée). *Mammalia*, **27**, 497-531, et **28**, 40-75.
- SPITZ (F.), 1972. — Démographie du Campagnol des champs *Microtus arvalis* en Vendée. *Thèse doctorat d'Etat*, in *Ann. Zool. Ecol. Anim.* (1974), **6** (2), 259-312.
- TANTON (M.T.), 1965. — Problems of live-trapping and population estimation for the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (L.). *J. Anim. Ecol.*, **34**, 1-22.
- TURCEK (F.J.), 1960. — The topic relations of some woodland small mammals studied on the basis of trapping. *Biologia, Bratislava*, **15**, 729-736.
- ZEJDA (J.), 1962. — Winter breeding in the bank vole *Clethrionomys glareolus*, SCHREB. *Zool. listy*, **25**, 309-321.
- ZEJDA (J.), 1965. — Habitat of the long-tailed field mouse *Apodemus sylvaticus* (L.) in the Lowland region. *Zool. listy*, **14**, 301-316.
- ZEJDA (J.), 1968. — A study on embryos and newborns of *Clethrionomys glareolus* SCHREBER. *Zool. listy*, **17**, 115-126.

RECHERCHES SUR LA MATIÈRE ORGANIQUE DE QUELQUES RANKERS PYRÉNÉENS

2^e Note : LES AMINO-ACIDES LIBRES

par R. NEGRE (*) et C. GHIGLIONE (**)

SUMMARY

The analysis of the free amino-acids from the pyrenean rankers emphasizes the division into paleorankers and neorankers which has already been proposed after spectrophotometric and chromatographic analyses of bromoformo-ethanolic solutions used in the isolating of the humic substance. Biostatic paleorankers are generally richer than neorankers and the most developed of them contain elements which, at the present time,

can be attributed to the alfa-amino-butyric acid and to the beta-alanine, the first one being considered as one of the scarcest natural antibiotics. An abundance of serin characterizes recent soils, the older soils being characterized by an abundance of alanin, whereas an abundance of prolin is essentially related to very strong sunbeams.

RÉSUMÉ

L'analyse des acides aminés libres des rankers pyrénéens souligne la séparation entre paléorankers et néorankers déjà proposée à la suite des analyses spectrophotométriques et chromatographiques des liqueurs bromoforme-éthanoliques ayant servi à l'isolement de la matière humifiée. Les paléo-rankers biostatiques sont généralement plus riches que les néorankers et les plus

évolués d'entre eux renferment des corps qu'on peut, pour l'instant, rapporter à l'acide alfa-amino-butyrique et à la bêta-alanine, le premier étant considéré comme un des très rares antibiotiques naturels. L'abondance de la sérine caractérise les sols jeunes, celle de l'alanine les sols âgés alors que celle de la proline est surtout en relation avec le très fort rayonnement solaire.

Une première note (NEGRE, GHIGLIONE et AMOUREUX, 1975) a été consacrée à l'étude des composés organiques dissous dans la liqueur de séparation densimétriques (bromoforme-éthanol) utilisée pour isoler la matière fraîche de la matière humique. Cette dernière étant constituée en grande partie d'acides aminés, il convenait de rechercher, avant toute analyse ultérieure et sans poser *a priori* une nécessaire

correspondance entre acides aminés de la matière humique et acides aminés libres, si de tels acides existaient à l'état libre dans les sols, en quelle proportion et quelle était leur nature. Les mêmes échantillons que précédemment — aux horizons profonds près — ont été étudiés et les analyses ont été réalisées au même moment afin d'éviter de possibles modifications au cours du stockage en laboratoire.

(*) Professeur, laboratoire de Taxinomie et d'Ecologie végétales, Faculté des Sciences de Saint Jérôme, Marseille.

(**) Professeur, laboratoire de Chimie organique, Faculté de Pharmacie, Marseille.

La méthode d'analyse sommairement décrite, les résultats seront successivement étudiés sous les angles quantitatifs et qualitatifs.

L'extraction des amino-acides libres a été obtenue par simple lixiviation d'un échantillon de 20 g mélangé intimement à un poids égal de sable de Fontainebleau, la préparation étant placée dans une colonne de verre de 25 mm de diamètre. L'eau distillée admise au sommet de la colonne traverse le matériel à un débit d'environ 25 ml à l'heure. 200 ml de liqueur sont recueillis. Les amino-acides présents dans cette solution sont adsorbés sur une colonne de résine sulfonique, sous forme H^+ [DOWEX 50W-X8 (100-200 mesh)] de 12 mm de diamètre et de 10 cm de hauteur. Après lavage, les amino-acides sont élués par 100 ml de solution 4 N d'ammoniaque. La solution alcaline est évaporée à dessiccation sous pression réduite et le résidu est porté une nuit dans un exsiccateur à vide sur potasse. Il est ensuite repris par 2 ml de solution tampon citrique (pH : 2,875). Une prise d'essai convenable, variant selon la richesse de l'extrait de 0,1 à 1 ml, est soumise à l'analyse chromatographique (Auto-analyseur Technicon, colonne de 140 cm X 0,6 de chromobead A — température de travail : 60 °C — variation automatique du pH et de la force ionique du solvant — durée 16 heures — étalon interne : norleucine). L'analyse graphique des enregistrements permet d'identifier les amino-acides naturels, de calculer leur proportion relative et de connaître leur teneur dans l'échantillon.

1. — CLASSEMENT EN FONCTION DES TENEURS EN AMINO-ACIDES TOTAUX

Les résultats contenus dans le tableau I mettent en évidence trois grands groupes de sols : les riches qui contiennent plus de 10 mg d'acides aminés pour 100 g de terre; ceux qui présentent d'une teneur moyenne comprise entre 10 et 4 mg d'acides aminés pour 100 g; et les pauvres qui n'en contiennent pas plus de 4 mg pour 100 g.

Au premier coup d'œil, ce classement quantitatif ne paraît pas correspondre à un rangement par associations (ou sous-associations) : alors que 5 échantillons provenant de l'*Irido-Festucetum* prennent place dans le groupe III, un est dans le groupe I; de même 3 échantillons couverts par le *Scorzonero-Festucetum* sont dans le groupe I pendant qu'un est dans le II et un autre dans le III : un échantillon prélevé dans le *Trifolio-Festucetum* est dans le groupe I, deux dans le III, trois dans le II; deux prélèvements effectués dans le *Galio-Festucetum* sont dans le groupe II, un dans le III etc.

Une telle répartition paraît anarchique au phytosociologue accoutumé à constater la correspondance entre associations et milieu; aussi convient-il d'examiner si ces groupes correspondent ou non aux facteurs écologiques déterminants de la haute montagne à savoir la roche-mère, le climat, la géomorphologie, la macro- et la microgranulométrie.

Du point de vue de la roche-mère, le premier groupe est inféodé au manteau d'altération qui est partout très épais des grès maestrichiens et des calcaires, donc à la présence dans le sol d'abondants éléments fertilisants; le second groupe est sur grès maestrichiens couverts d'un manteau remanié ou sur des schistes profonds; le troisième au contraire ne réunit que des substrats de micaschistes à peine transformés ou des arènes granitiques.

Du point de vue de la géomorphologie, le premier groupe est en biostasie totale, le second en biostasie ou en rhéxistasie atténuée, le troisième en rhéxistasie, ou bien en biostasie récente, ou bien en biostasie ancienne soumise à une reprise de cryoturbation.

Du point de vue climatique, le premier groupe est nettement soumis au climat atlantique (y compris le n° 40) en Pyrénées occidentales, le second est en Pyrénées centro-occidentales, le troisième est de loin le plus méditerranéen puisqu'il regroupe des stations situées sur le revers méridional des Pyrénées centrales (Pombie excepté).

Du point de vue de la topographie, étant entendu que l'exposition est grossièrement identique partout, la pente est plus faible dans le groupe I où la microtopographie permet en outre une accumulation

TABLEAU I

Acides aminés. — Classement par teneurs globales décroissantes.

Une différence de 1 mg/100 g est significative. Les signes +, ×, —, indiquent respectivement la présence des supposés acides alpha-amino-isobutyrique, bêta-alanine, et du calcaire.

numéro des échantillons	Groupe I																Groupe II															
	27		40		30		11		15		7		33		17		9		16		19		34		18		41					
	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g				
ac aspartique	11,45	1,52	6,30	0,84	6,86	0,91	10,98	1,46	1,88	0,25	6,99	0,93	6,41	0,85	1,43	0,19	4,68	0,62	0,35	0,05	1,19	0,16	0,65	0,09	1,53	0,20	1,24	0,43				
thréonine	10,49	1,25	8,10	0,96	8,00	0,95	8,00	0,99	7,52	0,90	7,46	0,89	5,87	0,70	4,81	0,57	3,49	0,42	3,35	0,64	3,52	0,42	3,16	0,38	3,53	0,42	2,88	0,34				
sérine	11,93	1,25	1,80	0,19	9,53	1,00	10,61	1,11	8,46	0,89	10,01	1,05	11,21	1,18	7,67	0,81	4,04	0,42	2,35	0,25	5,47	0,57	5,99	0,63	3,80	0,40	4,60	0,48				
glutamique	11,29	1,86	13,65	2,25	14,73	2,43	20,37	3,36	10,02	1,65	13,40	2,21	9,61	1,59	2,08	0,34	2,27	0,37	—	—	2,86	0,47	4,27	0,70	3,20	0,53	3,56	0,59				
proline	4,45	0,51	6,45	0,74	3,43	0,38	3,78	0,43	—	—	2,45	0,28	2,23	0,26	—	—	1,61	0,19	—	—	0,88	0,10	0,70	0,08	—	—	—	—				
glycocolle	21,62	1,62	22,65	1,70	16,00	1,20	14,27	1,07	13,15	0,87	14,25	1,07	14,60	1,10	8,78	0,66	15,07	1,13	8,20	0,62	5,57	0,42	6,31	0,47	5,8	0,44	5,08	0,38				
valine	38,16	3,40	21,90	2,48	30,25	2,70	26,72	2,38	22,05	1,96	15,48	1,38	17,80	1,58	11,83	1,05	1,53	0,94	9,85	0,88	8,85	0,79	8,18	0,76	7,38	0,66	6,72	0,60				
isoleucine	18,44	2,16	20,25	2,37	12,95	1,52	8,91	1,04	11,48	1,34	7,74	0,91	6,85	0,80	7,02	0,82	6,20	0,73	6,20	0,96	4,71	0,55	3,99	0,40	6,36	0,74	3,44	0,40				
isoleucine	9,06	1,26	12,09	1,69	6,86	0,90	3,74	0,46	5,32	0,70	4,51	0,59	4,00	0,52	3,32	0,43	2,27	0,30	3,45	0,45	2,67	0,35	1,95	0,26	3,25	0,43	2,36	0,31				
leucine	13,52	1,77	19,80	2,59	11,68	1,57	7,44	0,97	5,14	1,98	6,51	0,85	5,70	0,75	10,53	1,36	2,49	0,31	8,05	1,05	7,47	0,98	5,80	0,76	6,91	0,91	5,12	0,67				
tyrosine	1,43	0,26	3,00	0,54	0,89	0,16	1,22	0,21	2,71	0,49	1,72	0,24	0,89	0,16	1,95	0,25	0,49	0,09	1,50	0,27	1,81	0,33	1,53	0,28	1,16	0,21	1,72	0,20				
phénylalanine	4,13	0,68	7,2	1,19	3,43	0,57	2,68	0,44	5,43	0,90	1,98	0,33	2,05	0,34	3,77	0,62	1,11	0,18	2,70	0,45	2,81	0,46	2,32	0,38	2,18	0,36	1,89	0,31				
lysine	0,95	0,17	tr	tr	0,64	0,12	0,61	0,11	0,73	0,13	0,76	0,4	0,62	0,11	0,59	0,11	0,44	0,08	tr	tr	0,24	0,04	0,40	0,11	0,23	0,04	tr	tr				
histidine	0,32	0,07	tr	tr	0,51	0,11	0,49	0,10	0,52	0,11	0,76	0,6	0,36	0,08	0,78	0,16	0,11	0,02	tr	tr	0,29	0,06	0,74	0,15	0,28	0,06	tr	tr				
arginine	1,75	0,37	tr	tr	1,14	0,24	2,07	0,44	tr	tr	0,76	0,16	0,80	0,17	0,46	0,10	0,66	0,14	tr	tr	0,14	0,03	0,23	0,05	0,09	0,02	tr	tr				
mg, 100 g	18,15	17,54	—	—	—	4,72	14,5	12,9	11,19	10,19	—	—	—	—	7,59	5,96	5,62	5,63	—	—	5,52	5,50	—	—	—	—	4,71	—				
	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±				

Localisation des échantillons	numéro des échantillons	Groupe III															
		2		1		24		3		26		21		14		38	
		μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g	μ Eq 100 g
1 — <i>Iridio-Pestucetum paniculatae</i> — La Gèle																	
2 — <i>Iridio-Pestucetum paniculatae</i> — Latorola																	
3 — <i>Iridio-Pestucetum paniculatae</i> — Peña Blanca																	
4 — <i>Iridio-Pestucetum paniculatae pestucetorum eskiae</i> — Pombie																	
5 — <i>Iridio-Pestucetum paniculatae</i> — Pintrat																	
7 — <i>Scorzonero-Pestucetum paniculatae</i> — Lechens alto																	
9 — <i>Scorzonero-Pestucetum paniculatae</i> — Lanzola																	
11 — <i>Scorzonero-Pestucetum paniculatae</i> — Hoyas de San Juan																	
13 — <i>Scorzonero-Pestucetum paniculatae</i> — Piedraflita																	
15 — <i>Scorzonero-Pestucetum paniculatae</i> — Isabe																	
16 — <i>Remancoria-Pestucetum eskiae</i> — Isabe																	
17 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae</i> — Isabe																	
18 — <i>Gallo-Pestucetum eskiae</i> — Alais																	
19 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae</i> — Madera																	
21 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae</i> — La Gèle																	
24 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae</i> — Pic Petard																	
26 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae</i> — Lechens alto																	
27 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae</i> — Nardus																	
33 — <i>Nardus-Lechens alto</i>																	
34 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae</i> — Lechens alto																	
37 — <i>Trifolio-Pestucetum eskiae festucetorum paniculatae</i> — Lecher n alto																	
38 — <i>Gallo-Pestucetum eskiae</i> — Pombie																	
40 — <i>Iridio-Pestucetum paniculatae</i> — Tempila																	
41 — <i>Gallo-Pestucetum eskiae</i> — Soum de Hourquette (de Camplong)																	
ac aspartique	0,91	0,12	0,65	0,09	0,33	0,04	0,97	0,11	0,25	0,03	—	—	—	0,62	0,08	0,72	0,10
thréonine	2,80	0,33	0,81	0,096	2,89	0,34	1,85	0,22	2,03	0,24	1,90	0,21	1,08	0,13	0,61	0,07	0,26
sérine	3,56	0,37	2,67	0,28	2,44	0,26	4,65	0,49	1,36	0,14	1,66	0,17	1,85	0,19	2,74	2,39	1,05
ac glutamique	1,76	0,29	0,76	0,13	—	—	0,49	0,08	—	—	—	—	—	0,40	0,07	—	—
proline	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
glycocolle	4,44	0,33	1,97	0,15	4,50	0,34	3,82	0,29	4,13	0,31	2,46	0,18	2,85	0,21	1,71	0,13	0,93
alanine	4,69	0,42	1,13	0,10	3,27	0,29	1,85	0,16	2,91	0,26	2,86	0,25	2,47	0,22	0,92	0,08	0,34
valine	3,21	0,38	7,29	0,85	4,03	0,47	2,38	0,28	2,81	0,33	2,99	0,35	1,39	0,16	0,33	0,04	0,24
isoleucine	1,42	0,19	1,92	0,25	1,45	0,10	0,95	0,12	1,18	0,15	0,79	0,10	0,49	0,06	0,12	0,02	—
leucine	4,50	0,59	3,89	0,51	2,18	0,42	1,36	0,18	1,80	0,24	1,54	0,20	0,95	0,12	0,20	0,03	—
tyrosine	0,95	0,17	2,84	0,25	0,85	0,05	0,08	0,17	0,03	0,26	0,05	0,10	0,04	0,20	0,04	0,12	0,02
phénylalanine	1,25	0,22	3,08	0,51	0,43	0,07	0,39	0,06	0,17	0,03	0,23	0,04	0,1	0,03	0,10	0,02	—
lysine	0,32	0,06	tr	tr	0,31	0,06	0,37	0,07	tr	tr	0,13	0,13	0,03	tr	tr	0,19	0,03
histidine	0,38	0,08	tr	tr	0,38	0,08	0,67	0,14	tr	tr	0,20	0,04	tr	tr	0,40	0,08	0,18
arginine	0,25	0,05	tr	tr	0,21	0,04	0,12	0,03	tr	tr	0,15	0,03	tr	tr	tr	tr	0,24
mg/100 g	3,60	3,47	2,65	2,33	1,76	1,67	1,28	0,94	0,44	0,22	—	—	—	—	—	—	—

(sauf en 40); elle est plus forte ailleurs et cumule ses effets avec un drainage important dans le groupe III.

La macrogranulométrie (tableau II) du groupe I contient beaucoup plus de fines que le III, le II étant intermédiaire. La microgranulométrie voit, en chiffres arrondis, la somme argile + limon fin passer de 62 à 57 puis à 49 %, alors que le taux de sable grossier passe de 13 à 23 et à 28 % du groupe I au groupe III, et le taux de limon grossier + sable fin de 17 à 20 et 23 %.

A la lumière de ces observations, chacune des exceptions signalées plus haut reçoit une explication : — la richesse de l'*Irido-Festucetum* du groupe I est

directement en rapport avec une position topographique privilégiée et sa situation sur une roche-mère calcaire, alors que la pauvreté des *Scorzonero-Festucetum* des groupes II et III est due dans un cas à un phénomène de dégratation, dans l'autre à la roche-mère granitique. Pour le *Galio-Festucetum* du groupe III, c'est la pente très forte et la nature particulièrement squelettique du substrat qui justifient la pauvreté; quant aux teneurs diverses du *Trifolio-Festucetum*, elles peuvent être rapprochées à la fois de la nature de la roche-mère, de la géomorphologie, de l'environnement immédiat.

De ce point de vue strictement quantitatif, il semble donc que les teneurs en amino-acides soient plus

TABLEAU II

Macro et micro-granulométries des divers échantillons (rangés dans l'ordre des groupes définis au tableau I). Valeurs en % : la différence entre la somme des éléments macro-granulométriques et 100 doit être attribuée aux racines ; la différence entre la somme des éléments micro-granulométriques et 100 représente la matière organique totale.

numero des échantillons	macro- granulométrie		microgranulométrie					moyennes par groupe		
	< 2 cm > 2 cm		A	Lf	Lg	Sf	Sg	A + Lf	Lg + Sf	Sg
27	80	19,2	38,2	32,4	5,9	15	8,5	62,5	16,7	12,9
40										
30	88,7	11,3	41,5	27,5	11,6	11,6	6,7			
11	91,9	11,7	24,5	44	14,4	4,4	0			
15	33	67	36,03	19,59	7,58	4,04	32,74			
7	96,7	3,3	66,8	32,75	2,0	3,34	1,07	57	20	23
33	54	45,7	28,75	23,43	9,97	11,03	28,76			
17	35	65	25,14	25,14	8,62	10,05	29,02			
9	66,6	33,1	29	26,6	14,2	27,7	23,9			
16	—	—	29,5	28,7	7,2	5,4	29			
19	—	—	26,04	31,48	10,85	7,6	23,99			
34	87	07	34,5	36,9	8,4	11,8	8,23			
18	71	29	25,87	23,62	8,44	8,89	33,19			
41										
2	—	—	10,4	42,36	19,7	11,7	16,1	49,5	22,7	27,7
1	38	62	2,57	22,14	14,70	16,22	44,22			
24	58	36,1	20,43	28,73	15,32	13,40	22,09			
3	40	60	28,64	34,87	4,36	8,7	23,66			
26	59,8	40,2	24,26	26,52	11,28	16,48	21,44			
21	—	—	26,76	28,47	15,37	17,31	12,07			
14	34	56	8,25	27,31	5,71	16,89	41,80			
38	26	74	13,38	19,79	9,31	8,38	49,12			
5	26	74	17,30	21,82	3,36	11	46,7			
4	24	76	36	32	11	9	11			

en relation avec les facteurs physiques du milieu qu'avec les associations végétales. Or, comme ces amino-acides résultent en majeure partie de la végétation, il semble qu'il y ait là un paradoxe. L'examen des résultats sous l'angle qualitatif s'impose donc.

2. — CLASSEMENT EN FONCTION DES PROPORTIONS RELATIVES DES DIFFÉRENTS AMINO-ACIDES

Ce classement effectué en ne tenant compte que des proportions relatives (en pourcentage du total) des différents amino-acides (tableau III), permet de constituer quatre grands groupes :

— Le premier réunit les échantillons à teneur globale en amino acides élevée (sauf le numéro 14) et où tous les amino-acides naturels (sauf la méthionine et la cystéine) sont présents. Pour plusieurs d'entre-eux s'observent également des constituants présentant le même comportement chromatogra-

phique que l'acide alfa-amino-isobutyrique et que la b β -alanine. La s β rine est fort abondante; les acides diamin β s sont peu repr β sent β s; la proline, partout pr β sente, est en proportion assez variable. Parmi les acides amin β s neutres l'alanine est le repr β sentant majoritaire.

— Dans le groupe II, au contraire du précédent; les teneurs globales en acides aminés sont relativement basses, surtout dans les échantillons n^{os} 4 et 5 qui se séparent également des autres par l'absence de leucine et d'isoleucine.

Les proportions de sérine sont très élevées. La valine, l'alanine ou le glycolle peuvent dominer. Les acides diaminés sont en très faibles proportions.

— Le groupe III rassemble des échantillons contenant peu d'acides-amino (sauf le n° 16). L'ensemble glyco-colle-alanine-valine constitue près de la moitié (45-55 %) du total. La thréonine domine et il n'y a ni proline, ni acide glutamique; l'acide aspartique est à l'état de traces.

— Dans le groupe IV, où les teneurs en aminoacides totaux sont moyennes, les acides neutres sont en proportions plus basses que dans le groupe III et

TABLEAU III

Acides aminés totaux. Classement par proportions relatives. Mêmes conventions qu'au tableau I.

	Groupe I										Groupe II						Groupe III				Groupe IV			
numéro des échantillons	27	40	30	11	15	9	7	33	34	14	1	2	3	5	(38)	4	16	21	24	26	17	19	18	4
acides aminés																								
ac. aspartique	72	42	54	90	18	83	74	72	14	49	24	29	48	-	87	114	7	tr	14	15	22	25	33	81
thréonine	66	54	63	68	72	63	79	66	68	86	30	89	91	68	73	114	107	125	122	121	74	74	76	72
ser ne	75	12	75	87	81	73	06	126	129	147	99	113	219	276	330	474	47	109	103	8.	118	115	82	115
ac. glutamique	71	91	16	167	96	41	42	108	92	32	28	56	24	-	-	87	-	-	-	37	60	60	19	-
pro leuc	28	43	27	31	tr	29	26	25	.9	tr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
glycocolle	136	151	126	117	126	272	151	164	136	226	73	.41	188	244	206	26	.64	162	.90	246	135	117	25	177
alanine	240	186	239	219	221	190	164	200	185	92	42	149	91	90	11	18	197	188	138	173	182	186	159	168
valine	16	135	102	73	10	112	82	77	73	110	270	102	117	63	40	-	15	-	-	69	52	61	56	70
séoleucine	57	86	54	29	51	41	48	45	42	39	71	45	47	-	24	-	164	197	180	167	108	99	137	86
léucine	83	132	92	61	145	145	69	64	125	75	144	143	67	-	15	-	161	102	134	107	162	157	149	128
I-leusine	9	20	7	10	26	9	14	10	33	16	105	30	22	32	24	35	30	17	12	10	30	38	25	28
phénylalanine	26	48	27	22	52	20	21	23	50	24	114	43	19	37	19	-	54	15	18	10	58	59	47	47
ysoleucine	6	tr	5	5	7	8	8	7	13	tr	tr	10	18	79	73	26	tr	10	3	tr	9	5	5	tr
méthionine	2	tr	4	4	5	7	8	4	16	tr	tr	12	33	48	48	87	tr	.3	6	tr	12	6	6	tr
arginine	11	tr	9	17	tr	12	8	9	5	tr	tr	8	6	63	tr	18	tr	10	9	tr	7	3	2	tr
μ Eq/100	159 ± x	150 + x	127 + x	122 + x	104,4	55,4 + x	94,4 x	89 +	46,4	12,6	27,0	31,5	20,3	38	8,3	1,8	50	15,2	23,7	16,8	65	47,6	46,4	40,0

[illegible]

tyrique et à la bêta-alanine, alors que le second n'en contient pas; il est en outre plus riche que lui en acides aminés neutres. Enfin le cas du *Scorzonero-Festucetum* de Linzola (n° 9) à teneur globale assez basse, mais présentant des propositions élevées d'acides aminés neutres, un faible pourcentage de sérine et contenant les acides aminés exceptionnels s'explique par la grande dégradation qu'il a subie et qu'il continue de subir actuellement du fait des pratiques pastorales.

De même, dans le groupe II, plus l'*Irido-Festucetum* est jeune, plus il contient de hautes teneurs en sérine et plus il est pauvre globalement en acides aminés totaux. La présence dans ce groupe du *Galio-Festucetum* de Pombie s'explique vraisemblablement par le fait qu'il est établi sur un reste de sol ayant été jadis peuplé par l'*Irido-Festucetum*, puis soumis à une très forte érosion et maintenant à une intense rhéxistase.

Dans les groupes II et IV, le *Ranunculo-Festucetum*, le plus biostatique des trois groupements présents, est celui qui est le plus pauvre en sérine, et le *Galio-Festucetum* d'Alans, le plus soumis à un rayonnement intense, est le seul à contenir un peu de proline.

Le classement ainsi obtenu en fonction des proportions relatives d'acides aminés recoupe bien les données granulométriques comme le montre le tableau IV; il permet aussi de distinguer nettement à l'intérieur du premier groupe le *Scorzonero-Festucetum* de l'*Irido-Festucetum*, bien séparés à la fois par leur macro- et leur microgranulométries.

3. — CONCLUSIONS

Dans l'ensemble, les sols couverts d'un des trois groupements à *Festuca paniculata* reconnus en Pyrénées centrales et occidentales sont plus riches en acides aminés libres que les sols porteurs d'une des associations à *Festuca eskia*; font exception ceux qui sont établis sur granite ou qui sont soumis à

un drainage ou une dégradation poussée. Cette richesse se manifeste quantitativement (trois fois plus d'acides sous le blé de montagne que sous le gispet) et qualitativement (sous *F. paniculata*, tous les acides — sauf les soufrés — sont présents en compagnie de l'acide alfa-amino-butérique et de la bêta-alanine, ce qui n'est pas le cas sous *F. eskia*). Les teneurs globales sont en relation étroite avec les conditions du milieu physique, l'état d'exploitation (au sens de MONSERRAT, 1961), la dynamique du sol, le stade d'évolution du groupement: p.e., les hautes teneurs globales caractérisent des milieux en biostasie, sur manteau d'altération évolué, à microgranulométrie dominée par l'ensemble limon grossier-sable fin qui assure à la fois une capacité de rétention et une porosité satisfaisante, sous climat jouissant d'une ambiance atlantique modifiée par la topographie locale dans le sens d'une plus grande méditerranéité, en exploitation ménagée où la consommation est en deçà de la production ce qui entraîne une pédogénèse progressive, sous un groupement végétal fermé et stabilisé.

Il semble bien que plus le climat est méditerranéen, le pourcentage de terre fine bas, la teneur en sable grossier élevée, plus la teneur globale en acides aminés libres est faible. Ces résultats ne varient pas nécessairement dans le même sens que les taux de matière organique humifiée: ainsi l'*Irido-Festucetum* n° 5, qui est le plus pauvre de tous les échantillons étudiés en acides aminés, est celui qui possède le plus grand taux de matière organique humifiée; il en est de même pour l'échantillon de *Trifolio-Festucetum* n° 21; par contre le n° 38 (*Galio-Festucetum* très rhéxistatique), fort pauvre en acides aminés, est aussi le plus pauvre en matière organique humifiée. Ces données n'enlèvent rien à la valeur des C/N: elles ne mesurent pas les mêmes paramètres.

Dans le détail et à l'intérieur d'un même groupe, les teneurs relatives d'un même acide sont également en relation avec tous ces facteurs. Ainsi plus les sols sont jeunes, plus ils contiennent de sérine; plus ils sont âgés, plus ils sont pourvus en alanine: le *Ranunculo-Festucetum* en biostasie très ancienne, dans un creux à neige, se rapproche ainsi du

Scorzonero-Festucetum lui aussi biostasique, mais sur pente chaude et humide. De même, la grande abondance de proline est corrélative d'une très forte insolation quelle que soit l'altitude.

Ces résultats cadrent bien avec les données de l'analyse spectrométrique et chromatographique effectuée sur les liqueurs (bromoforme-éthanol) de séparation densimétrique de la matière fraîche et de la matière organique humifiée. Comme elles, et bien que s'adressant à des groupes de corps obtenus par un type d'extraction très différent, ils permettent de bien séparer les néo-rankers des paléo-rankers

de l'étage supraforestier en Pyrénées centrales et occidentales.

BIBLIOGRAPHIE

- NEGRE (R.), GHIGLIONE (Cl.), AMOUROUX (J.-M.), 1975.
— Recherches sur la matière organique de quelques rankers pyrénéens : Première note. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1975, 12 (3), 531-542.
- MONSERRAT (P.), 1971. — Estructura y Función en los agrobiosistemas. *Centro pir. Biol. exp.*, v. 1971, Jaca.

LE PEUPLEMENT THÉCAMOEBIEN DU SOL ET LA NATURE DE L'EAU DISPONIBLE

par Marie-Madeleine COÛTEAUX

Muséum d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie, 91800 Brunoy

et
Station de Recherches Cytopathologiques I.N.R.A.-C.N.R.S., Saint-Christol/Montpellier

RÉSUMÉ

Les analyses factorielles des Thécamoebiens du sol en Corse ont mis en évidence que, bien plus que la quantité d'eau, sa nature est le facteur qui détermine la composition spécifique des communautés. On a pu distinguer

l'humidité liée : 1) à la nature du sol (stabilité ou variabilité de la teneur en eau), 2) à la végétation (milieux forestiers ou découverts), 3) au climat (température et précipitations), 4) au niveau de la nappe phréatique.

SUMMARY

The factor analysis of the soil Testacea in Corsica have shown that it is not only the quantity of water but above all the nature of it which is the decisive factor as to the specific composition of the communities. One can distinguish between four kinds of moisture depending

on : 1) the nature of the soil (stability or variability of the water content), 2) the vegetation (forest area or not), 3) the climate (temperature and precipitations), 4) the level of the phreatic water.

INTRODUCTION

La relation entre le peuplement thécamoebien et la quantité d'eau disponible a été mainte fois mise en évidence. Une analyse des Thécamoebiens de Corse nous a permis de montrer que outre la quantité, la nature même de l'eau disponible entraîne une différenciation de la composition spécifique d'un milieu à l'autre.

Le peuplement thécamoebien de Corse n'est pas différent de celui du continent. Dans les 65 échantillons de sols prélevés sur l'île en septembre 1967

et 1968 : 36 sur la côte orientale du Nord de Porto-Vecchio et 29 dans les régions montagneuses situées entre Corte et Porto, nous avons trouvé 83 espèces et variétés bien connues dans la région méditerranéenne et bien au delà. Ce cosmopolitisme nous autorise à suggérer une extrapolation de nos observations sur l'influence de la nature de l'eau disponible, à l'ensemble du peuplement thécamoebien.

Les données sur le peuplement thécamoebien de la Corse sont encore très fragmentaires. Cinq espèces ont été mentionnées par VAILLANT (1955) et une liste de 26 espèces et variétés a été établie à partir de cinq échantillons d'origine diverse : eaux, mousses et sols (CHARDEZ, 1961).

Nous avons utilisé, pour cette étude, la technique de séparation par flottation (BONNET et THOMAS, 1958)

I. — DESCRIPTION DES BIOTOPES

1. BIOTOPES LITTORAUX (36 échantillons).

Les échantillons sont constitués par la rhizosphère des plantes éparses sur la plage et dont l'enracinement est souvent très profond. On a tenu compte de la succession des groupements végétaux caractéristiques de zones de moins en moins halomorphes à mesure qu'on s'éloigne de la mer.

Deux plages, situées sur la côte est, au nord de Porto-Vecchio, ont été prospectées. L'une (Olmuccio : sable graveleux) est bordée d'une forêt de *Tamarix gallica* avec *Quercus ilex* en lisière, l'autre (Pinarello : sable très fin) est bordée de *Pinus meso-geensis*.

A. Olmuccio.

La plage encadre l'embouchure d'une rivière : « le Cavo ». Le sable y est très graveleux et n'adhère pour ainsi dire pas aux racines des plantes. Celles-ci sont très dispersées. De la mer vers l'intérieur des terres, les groupements se succèdent de la manière suivante :

a) Groupement à *Salsola kali* et *Cakile aegyptica* :

échantillon 1 : rhizosphère de *Salsola kali*,
échantillon 2 : rhizosphère de *Cakile aegyptica*,
échantillon 3 : rhizosphère de *Glaucium flavum*.

b) Groupement à *Eryngium maritimum* et *Echinophora spinosa* :

échantillon 4 : rhizosphère d'*Eryngium maritimum*.

c) Groupement à *Stachys glutinosa* :

échantillon 5 : rhizosphère de *Glaucium flavum*, avec formation de quelques grumeaux humiques dans le sable, pH 6,0,
échantillon 6 : rhizosphère de *Avena fatua*, pH 6,7,
échantillon 7 : rhizosphère de *Mathiola australis*, pH 5,7.

d) Groupement à *Helianthemum halimifolium* et *Helichrysum staechas* : ce groupement forme la transition avec le maquis :

échantillon 8 : litière d'*Helianthemum halimifolium*, pH 5,0,
échantillon 9 : humus d'*Helianthemum halimifolium*, pH 6,0,
échantillon 10 : humus formé à la surface d'un tubercule d'*Asphodelus microcarpus*.

e) Forêt de *Tamarix gallica*, encaissée sous bordure de *Quercus ilex* ; sol marécageux et couvert de débris organiques subissant une décomposition lente :

échantillon 11 : rhizosphère d'*Echinocheoa crusgali* et *Digitaria sanguinalis*, pH 6,0,
échantillon 12 : idem 11,
échantillon 13 : idem 11, pH 5,7,
échantillon 14 : tourradon de *Juncus acutua*, pH 6,3,
échantillon 15 : idem 14, pH 6,3.

f) Bordure de *Quercus ilex* avec sous-bois de *Pistacia lentiscus*, litière épaisse.

échantillon 16 : litière de *Quercus ilex*, pH 4,9
échantillon 17 : litière de *Quercus ilex*, sous l'échantillon de surface, pH 6,0.
l'échantillon 18 : couche de fermentation, pH 6,7.

g) Maquis de *Quercus suber*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Cistus monspeliensis* :

échantillon 19 : mousse au sol,
échantillon 20 : lichen sur granite, pH 5,5,

échantillon 21 : mousse sur granite, pH 5,9,
échantillon 22 : lichen sur granite, pH 5,3.

- h) Maquis de *Quercus ilex*, *Erica arborea*, *Pistacia lentiscus*, *Cistus monspeliensis*, *Arbutus unedo* (Baie de Caspio, versant Sud) :

échantillon 23 : humus d'*Erica arborea*,
échantillon 24 : humus de *Quercus ilex*.

B. Pinarello.

Ici encore, il s'agit d'une embouchure de fleuve mais l'allure de la plage est très différente car le sable y est très fin, la plage étroite, bordée de *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* puis de *Pinus mesogeensis*. Les groupements végétaux sont quelque peu différents de ceux de la plage d'Olmuccio.

- a) Groupement à *Eryngium maritimum* :

échantillon 25 : pelotes de fibres agglomérées de *Posidonia caulini*, pH 8,1.

échantillon 26 : rhizosphère d'*Eryngium maritimum*.

échantillon 27 : rhizosphère d'*Ammophila arenaria*.

échantillon 28 : sable adhérent à un bulbe de *Pancracium maritimum* à 10 cm de profondeur, pH 5,5,

échantillon 29 : autre bulbe de *Pancracium maritimum*, à 20 cm de profondeur, pH 8,0.

- b) Groupement à *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa*,

échantillon 30 : litière de *Posidonia caulini* sous *Juniperus*, pH 6,5,

échantillon 31 : litière de *Juniperus*.

- c) Groupement à *Salicornia fruticosa* et *S. radicans* dans l'estuaire du fleuve, biotope très humide,

échantillon 32 : rhizosphère de *Salicornia fruticosa*, pH 8,5,

échantillon 33 : rhizosphère de *Juncus maritimus*.

échantillon 34 : sol nu, en surface, pH 8,6.

- d) Groupement localisé de *Schoenus nigricans* et *Juncus maritimus* à l'embouchure de fleuve :

échantillon 35 : rhizosphère à la base des tiges, pH 6,4,

échantillon 36 : vase noire provenant de la décomposition de *Posidonia caulini*, pH 6,2.

- m) Pinède en bordure de la plage :

échantillon 37 : litière de *Pinus mesogeensis*, pH 5,4,

échantillon 38 : humus de *Pinus mesogeensis*, pH 5,0.

2. BIOTOPES MONTAGNARDS ET SUBALPINS.

A. Evisa, bois de châtaigniers (*Castanea sativa*), humus humide avec *Pteridium aquilinum* (alt. 830 mètres).

échantillon 39 : humus de *Castanea sativa*, couche de fermentation.

B. Evisa, Forêt de Aitone.

Forêt mélangée de *Fagus sylvatica*, *Pinus larico*, *Abies alba* où le granite affleure, humus brut assez humide,

échantillon 40 : couche de fermentation,

échantillon 41 : couche de fermentation.

C. Col de Vergio, Forêt de Valdo-Niello.

Boulaie naturelle, humus brut, affleurements de granite (alt. 1 463 m).

échantillon 42 : humus de *Betula verrucosa*,

échantillon 43 : humus de *Betula verrucosa*.

D. Les biotopes suivants se situent aux environs de Corte, sur le chemin qui monte des Gorges de la Restonica au Lac Melo. Les échantillons sont groupés par ordre d'altitude croissante.

a) *Altitude 1 350 m.*

échantillon 44 : mousse sur rocher granitique, pH 5,6,

échantillon 45 : rhizosphère d'*Helychrysum frigidum*, pH 5,6.

échantillon 46 : rhizosphère d'*Helychrysum frigidum*, pH 5,5,

échantillon 47 : rhizosphère de *Sagina subulata*, pH 5,4,

échantillon 48 : rhizosphère de *Sagina pilifera*, plante en coussinet sur roche granitique,

échantillon 49 : lichen sur granite, pH 5,3,

échantillon 50 : lichen sur granite, pH 5,3,

échantillon 51 : lichen encroûtant sur granite,

échantillon 52 : mousse sur granite, pH 5,5,

échantillon 53 : rhizosphère de *Plantago insularis*, pH 5,5.

b) *Bord du lac Melo : altitude 1 650 m :*

échantillon 54 : mousse sur granite pH 5,0,

échantillon 55 : rhizosphère de *Hieracium serpyllifolium* dans une fissure de rocher, pH 5,5,

échantillon 56 : rhizosphère de *Ligusticum corsicum*, pH 5,5,

échantillon 57 : rhizosphère de *Carex insularis*, pH 5,5,

échantillon 58 : mousse sur paroi granitique verticale à exposition nord; néosol brun clair, pH 5,8,

échantillon 59 : rhizosphère de *Bellium bellidioides* entre deux rochers, pH 5,0,

échantillon 60 : lichen épais sur paroi rocheuse où l'eau suinte, pH 6,0,

échantillon 61 : rhizosphère de *Potentilla crassiniervia* à l'entrée d'une grotte, pH 5,6,

échantillon 62 : rhizosphère de *Sempervivum cf montanum*, pH 5,5,

échantillon 63 : *Sedum brevifolium* mélangé de lichen et d'un peu de mousse, pH 5,2,

échantillon 64 : rhizosphère de *Juncus alpinus* dans l'eau d'une tourbière, pH 5,0,

échantillon 65 : *Polytrichum sp.* sur mince couche de tourbe, pH 4,9.

II. — BIOCÉNOTIQUE

1. AFFINITÉ ENTRE LES RELEVÉS

A. Mesure de l'affinité faunistique.

Parmi les nombreux indices qui permettent de mesurer l'affinité faunistique des relevés c'est-à-dire leur tendance à se composer des mêmes espèces, nous avons retenu la racine carrée du carré moyen de contingence. Cet indice a la valeur d'un coefficient de corrélation linéaire à variables dichotomisées correspondant à la présence ou à l'absence des espèces. Nous n'avons pas fait figurer ici, faute de place, la matrice d'affinité faunistique.

B. Analyse de l'affinité faunistique.

L'analyse factorielle de la matrice d'affinité a été réalisée selon la méthode de Hötelling (Composantes Principales, cf. COUTEAUX, 1976). On trouvera les résultats à la figure 1.

Le premier facteur (Z_1) traduit, comme on le constate souvent dans ce type d'analyse, l'aptitude des biotopes à posséder un peuplement plus ou moins voisin du peuplement moyen de l'ensemble étudié. On constate que les biotopes négativement saturés par ce facteur appartiennent effectivement à des milieux étrangers à l'ensemble étudié ici (nos 36, 44, 64) et que leur peuplement s'avère relativement éloigné du peuplement moyen.

Le second facteur (Z_2) prend des valeurs positives élevées dans les relevés provenant de milieux découverts alors que ses valeurs négatives caractérisent plutôt les relevés de milieux forestiers. Ce facteur rend donc possible un classement des biotopes selon

combine au second de déterminer six groupements principaux.

Le groupe I est constitué par les espèces caractéristiques de la rhizosphère de plantes saxicoles en montagne.

Le groupe II comprend les espèces caractéristiques de la rhizosphère de plantes saxicoles à basse altitude. Dans ces deux groupes, il s'agit essentiellement d'espèces à tendance aérophile.

Le groupe III renferme des espèces de milieux plus humides et plus humiques. Le groupe IV est constitué par des espèces plus typiquement litériques, les groupes V et VI par des espèces humicoles. On retrouve ici le gradient découvert-forestier précédemment mis en évidence grâce à l'analyse de l'affinité faunistique mais ici, il se combine avec le gradient aérophile-érogé.

A travers ces facteurs écologiques apparaît la notion complexe de disponibilité hydrique.

3. ANALYSE GLOBALE DES AFFINITÉS.

L'analyse des correspondances offre le gros avantage de permettre l'étude simultanée des relevés et des espèces.

Les données obtenues par la méthode de flottation ne peuvent être considérées comme des densités relatives ou absolues, celles-ci étant manifestement biaisées par l'extraction, nous n'avons tenu compte, dans l'analyse que la présence ou de l'absence de chaque espèce affectée de la valeur 1 ou 0, ceci pour chaque relevé.

Nous ne donnons ici que les résultats graphiques de cette analyse (fig. 3). Les cinq premiers axes rendent respectivement compte de 11,95 %, 7,52 %, 6,52 %, 5,78 % et 5,30 % de l'inertie. Il n'a été possible de réifier que les deux premiers.

La disposition des espèces et des relevés dans l'espace des deux premiers axes traduit manifestement une relation entre les variables et le facteur hydrique mais nous avons été amenée à distinguer, dans ce dernier, différents aspects.

L'axe I rend bien compte du caractère couvert-découvert du milieu. On rencontre successivement, lorsqu'on va des valeurs négatives sur cet axe vers les valeurs positives : les humus forestiers très humides, les litières forestières dans lesquelles l'humidité est assez stable, les humus de plantes saxicoles en milieu humide, les milieux de plantes saxicoles à disponibilité hydrique variable mais dans lesquels l'humidité moyenne est très faible. Chez ces derniers, la faune thécamoebienne est soumise à une alternance d'humidité élevée et de sécheresse sévère qui confère au milieu un caractère extrême.

L'axe II oppose les biotopes de montagne aux biotopes littoraux. Il peut être assimilé à un gradient dont les termes extrêmes correspondent à l'influence du climat montagnard et à celle des climats de basse altitude. Les biotopes de montagnes sont situés dans les étages montagnards et subalpins. Ici, l'amplitude thermique journalière du sol est toujours plus grande ; l'eau provient essentiellement de la pluie, du ruissellement et de l'humidité atmosphérique souvent élevée. En région côtière, le climat est plus tempéré et les pluies moins abondantes, cependant dans les biotopes étudiés, le niveau de la nappe phréatique est élevé et celle-ci affleure même parfois. Si le facteur hydrique est celui qui de toute évidence doit être mis en cause, on voit qu'il ne s'agit pas exclusivement d'un problème de quantité mais encore de qualité et donc que le contexte climatique général dans lequel s'inscrit l'apport hydrique du milieu doit être pris en compte.

L'analyse des correspondances nous permet de retrouver, en gros, les groupes précédemment mis en évidence au moyen de l'analyse en composantes principales mais l'interprétation est ici rendue plus aisée par la juxtaposition des espèces et des relevés. On peut ainsi, plus facilement, déterminer les espèces caractéristiques des groupements.

Les humus des plantes saxicoles sur rochers en montagne sont caractérisés par *Centropyxis vandeli* et *Centropyxis deflandriana* (I).

Dans les humus de plantes saxicoles sur rochers à basse altitude, on rencontre *Plagiopyxis labiata* et *Centropyxis aerophila* (II). Ces deux groupements

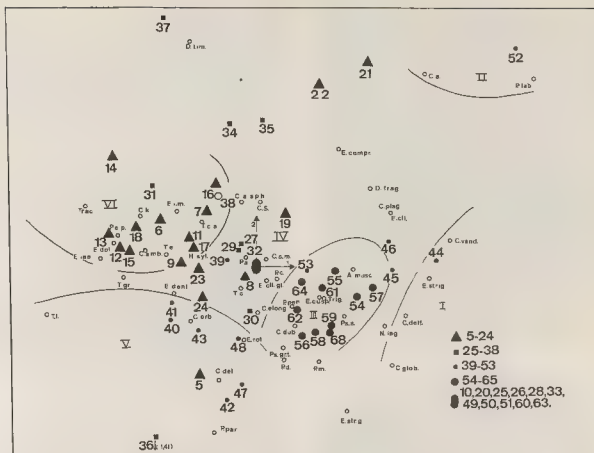


FIG. 3. — Affinité entre les relevés et les espèces représentée graphiquement dans l'espace des deux premiers facteurs (analyse des correspondances).

très aérophiles et susceptibles de supporter des variations climatiques importantes, se distinguent ici par leur altitude moyenne.

S'opposant aux groupes I et II, on rencontre, dans les valeurs négatives sur l'axe I, les biotopes forestiers.

En montagne, les sols forestiers (humus de bouleau, de hêtres) sont surtout caractérisés par *Centropypis orbicularis*, *Corythion delamarei*, *Phryganella paradoxa*, *Euglypha rotunda*, espèces présentant sur les axes I et II des valeurs négatives (V).

Les sols forestiers littoraux présentent sur l'axe I des valeurs négatives mais sur l'axe II des valeurs positives. Il s'agit de biotopes très humiques (humus

sous *Tamaris*), marécageux, dans lesquels la nappe phréatique affleure. On y rencontre *Tracheleuglypha acolla*, *Phryganella acropodia* var. *penardi*, *Cyclopyxis kahli*, *C. ambigua*, *Euglypha dolioleiformis* (VI).

Entre les deux extrêmes se situent les biotopes d'humus forestiers de basse altitude mais dont l'apport hydrique rappelle celui des biotopes de montagne car la nappe phréatique y est assez éloignée de la surface. La relation entre les Thécamoebiens et la nappe phréatique a été mise précédemment en évidence (COUTEAUX, 1976). Les biotopes correspondent à des humus de maquis : chêne vert, châtaignier, bruyère arborescente, caractérisée par *Centropypis aerophila* var. *sphagnicola*, *Trinema complanatum*, *Heleopora sylvatica*, *Euglypha denticulata* (IV).

Un autre groupe situé entre le groupe I et V correspond à un ensemble de montagne dont les caractéristiques hydriques peuvent se situer entre celles des biotopes forestiers stables et celles des humus de plantes saxicoles à humidité variable. Il s'agit des rhizosphères de plantes le plus souvent saxicoles récoltées au bord du lac Melo. La topographie consiste en un petit plan situé à 1 650 m d'altitude et arrosé de nombreuses sources alimentant le lac. L'eau disponible est abondante mais la situation des microbiotopes exposés à de fortes variations de température explique la position intermédiaire qu'ils occupent dans l'analyse. On y rencontre principalement *Corythion dubium*, *Trigonopyxis arcuata*, *Euglypha cuspidata*, *Nebela lageniformis*, *Assulina muscorum*, *Pseudodiffugia senartensis* (III).

III. — DISCUSSION

Dans les deux premières analyses, nous n'avons pas tenu compte des échantillons qui, dans nos préparations, se sont montrés dépourvus de Thécamoebiens. Bien que nous puissions affirmer que ces échantillons soient totalement vides, il est certain que les espèces doivent y être très rares. Cette constatation, malgré son caractère négatif, apporte quelques renseignements sur l'écologie du groupe.

Les échantillons 1, 2, 3, 4 et 10 correspondent à des rhizosphères de plantes récoltées sur la plage d'Olmuccio. Le sable y est très grossier et il est difficile d'imaginer dans un tel biotope, un emplacement capable de fournir la quantité d'eau nécessaire à la survie des Thécamoebiens.

Dans les échantillons prélevés un peu plus loin du rivage (6, 7, 8, 9) où les mêmes gros grains de sable sont agglomérés par une faible quantité d'humus, on rencontre quelques Thécamoebiens. Est-ce la matière organique qui conditionne leur présence ? Est-ce l'humidité ? Il est difficile de l'affirmer mais il est certain que ces faibles accumulations d'humus peuvent retenir l'eau et créer un milieu aux interstices

suffisamment faibles pour procurer aux Thécamoebiens un substrat qui leur convient.

Les échantillons 20, 22, 35, 49, 50, 51, 60 et 63 sont des lichens. Seul, l'échantillon 22 héberge des Thécamoebiens car il forme en surface du rocher une épaisse couche d'humus.

La pelote de *Posidonia caulini* (25) ne contient que des Foraminifères.

Sur la plage de Pinarello, le sable, de texture plus fine, semble constituer un milieu plus propice à la présence des Thécamoebiens. Les seuls échantillons stériles (26 et 28) correspondent à une rhizosphère de *Eryngium maritimum* et au voisinage d'un bulbe de *Panocracium maritimum*.

Dans les analyses factorielles, nous n'avons pas fait intervenir les espèces présentes dans moins de quatre biotopes. Cependant, ces espèces peuvent parfois prendre une importance non négligeable. Citons *Corythion nebeloides* présent dans deux biotopes du lac Melo, *Centropyxis platystoma*, *Centropyxis elongata* dans les marécages sous Tamaris.

L'ensemble des biotopes prospectés se trouve sur substrat acide. On a mesuré quelques valeurs élevées du pH dans les sols halomorphes. Ces sols sont également très riches en CaCO_3 total. Dans ces échantillons, les Thécamoebiens sont particulièrement rares. Aucun échantillon n'a été prélevé dans les régions calcaires dont l'étendue est réduite par rapport à l'ensemble du pays. Ceci explique l'absence totale d'espèces calciphiles dans nos relevés.

Dans les biotopes littoraux, dans les sables et les salobres, le caractère halophile n'est pas évident, on y rencontre seulement des peuplements pauvres, composés d'espèces eurytopes et écologiquement peu exigeantes.

C'est l'humidité, le seul facteur dont l'influence est manifeste. Celle-ci peut revêtir différentes formes que l'on peut classer de la manière suivante :

1) Humidité liée à la nature du sol.

La capacité de rétention est très variable selon les types de sol. La relation entre le peuplement théca-

moebien et le point de flétrissement permanent a été souligné (BONNET, 1964). On remarquera, en Corse, le contraste entre les sols riches en matière organique à capacité de rétention élevée et à teneur en eau *stable* tout au long de l'année et les sols plus minéraux (néosols sur rocher) sujets à des alternances de périodes très sèches et de périodes humides et à teneur en eau très *variable* au cours de l'année.

2) Humidité liée à la végétation.

L'opposition entre les biotopes couverts et découverts existe d'une manière générale (BONNET, 1964, 1969). Elle tient essentiellement au fait que les biotopes découverts sont soumis à une évaporation directe sous l'action combinée de l'ensoleillement et du vent alors que les biotopes forestiers sont relativement bien protégés. Les Thécamoebiens occupant la surface du sol et les premiers centimètres sont fortement affectés par l'évaporation. Les milieux forestiers offrent à ce point de vue une stabilité hydrique plus grande que les milieux découverts.

3) Humidité liée au climat.

Dans cette analyse, la nature de l'humidité liée au climat est essentiellement déduite de la comparaison entre les biotopes de montagne et les biotopes littoraux. Si, en montagne, l'apport hydrique atmosphérique est toujours important, l'amplitude thermique journalière souvent plus élevée qu'à basse altitude conduit à attribuer aux biotopes de montagne, surtout en milieu découvert, un caractère extrême. Sur le littoral, la pluviométrie est plus faible mais les écarts de température étant moins importants, le bilan hydrique y est plus stable.

4) Humidité liée à la nappe phréatique.

L'influence de la nappe phréatique est directe dans le biotope à Tamaris. Sa permanence au niveau de l'humus crée un milieu très réducteur et donne au milieu les caractéristiques et la végétation d'un marécage. Ce type d'humidité constante mais de nature

asphyxiante confère à ce milieu des propriétés comparables à celles du biotope d'aulnaie tourbeuse décrit en Belgique (COÛTEAUX, 1969).

IV. — CONCLUSIONS

L'analyse du peuplement thécamoebien de Corse (83 espèces et variétés) nous a permis de mettre en évidence des groupements caractéristiques de Thécamoebiens. La composition de ces groupements est incontestablement liée à la nature de la disponibilité hydrique. Celle-ci dépend essentiellement de la nature du sol, du recouvrement forestier, de l'altitude et du niveau de la nappe phréatique. Ces divers aspects de l'humidité interviennent surtout par leur caractère de stabilité ou de variabilité.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement M. Michel Coûteaux qui a bien voulu se charger de la détermination des plantes ainsi que M. L. Bonnet qui a programmé l'analyse mathématique.

BIBLIOGRAPHIE

- BONNET (L.), 1964. — Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **1**, 123-408.
- BONNET (L.), 1969. — Aspects généraux du peuplement thécamoebien édaphique de l'Afrique intertropicale. *Pub. cult. Co. Diam. Ang. Lisboa*, **81**, 137-176.
- BONNET (L.) et THOMAS (R.), 1958. — Une technique d'isolement des Thécamoebiens (*Rhizopoda testacea*) du sol et ses résultats. *C. R. Acad. Sc.*, **247**, 1901-1903.
- CHARDEZ (D.), 1961. — Thécamoebiens de Corse. *Rev. Verv. Hist. Nat.*, **11-12**, 85-88.
- COÛTEAUX (M.M.), 1969. — Thécamoebiens muscicoles de Gaume et de Moyenne-Belgique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **4**, 413-428.

COÛTEAUX (M.M.), 1975. — Quelques aspects des relations entre les Thécamoébiens et les sols. *Col. Ecol. Sol.*, Montpellier 1973. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **12**, 45-55.

COÛTEAUX (M.M.), 1976. — Dynamisme de l'équilibre des Thécamoébiens dans quelques sols climatiques. *Mém. Mus. Hist. Nat.*, **96**, 183 p.

VAILLANT (F.), 1955. — Recherches sur la faune madicole de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris, Zool.*, **11**, 258 p., 35 fig., 6 pl.

ABRÉVIATIONS

A. musc. : *Assulina muscorum*. — *C.a.* : *Centropyxis aerophila*. — *C. a. sph.* : *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*. — *C. defl.* : *Centropyxis deflandriana*. — *C. elong.* : *Centropyxis elongata*. — *C. glob.* : *Centropyxis globulosa*. — *C. orb.* : *Centropyxis orbicularis*. — *C. plag.* : *Centropyxis plagiostoma*. — *C. s.* : *Centro-*

pyxis sylvatica. — *C. s. m.* : *Centropyxis sylvatica* var. *minor*. — *C. vand.* : *Centropyxis vandeli*. — *C. del.* : *Corythion delamarei*. — *C. dub.* : *Corythion dubium*. — *C. amb.* : *Cyclopyxis ambigua*. — *C. k.* : *Cyclopyxis kahl.* — *D. frag.* : *Diplochlamys fragilis*. — *D. nm.* : *Diplochlamys timida*. — *E. cil.* : *Euglypha ciliata*. — *E. cil. gl.* : *Euglypha ciliata* var. *glabra*. — *E. compr.* : *Euglypha compressa*. — *E. cusp.* : *Euglypha cuspidata*. — *E. dent.* : *Euglypha denticulata*. — *E. lae.* : *Euglyphae laevis*. — *E. l. m.* : *Euglyphae laevis* var. *minor*. — *E. rot.* : *Euglyphae rotunda*. — *E. strig.* : *Euglyphae strigosa*. — *E. str. gl.* : *Euglyphae strigosa* f. *glabra*. — *H. syl.* : *Heleopora sylvatica*. — *N. lag.* : *Nebela lageniformis*. — *P. a.* : *Phryganella acropodia*. — *P. a. p.* : *Phryganella acropodia* var. *penardi*. — *P. c.* : *Plagiopyxis callida*. — *P. d.* : *Plagiopyxis declivis*. — *P. lab.* : *Plagiopyxis labiata*. — *P. m.* : *Plagiopyxis minuta*. — *P. par.* : *Phryganella paradoxa*. — *P. pen.* : *Plagiopyxis penardi*. — *Ps. gr. t.* : *Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola*. — *Ps. s.* : *Pseudodiffugia senartensis*. — *Trac.* : *Tracheleuglyphae acolla*. — *Trig.* : *Trigonopyxis arcuata*. — *T. c.* : *Trinema complanatum*. — *T. e.* : *Trinema enchelys*. — *T. gr.* : *Trinema grande*. — *T. l.* : *Trinema lineare*.

VALEUR ADAPTATIVE DU MODE DE TRANSMISSION CHEZ LES *POLYSTOMATIDAE* (*MONOGENEA*)

par Claude COMBES *, Robert BOURGAT **, Marie-Louise SALAMI-CADOUX **

* Département de Biologie Animale, Centre Universitaire, 66000 Perpignan, Pyrénées-Orientales, (France)

** Laboratoire de Zoologie, Université du Bénin, B.P. 1515, Lomé (Togo)

*** Avec la collaboration technique de Sim-Dozou Kulo

RÉSUMÉ

La comparaison des cycles biologiques de *Polystoma africanum* et *Eupolystoma alluaudi*, réalisés au Togo, fait ressortir que le premier, suivant le schéma classique, infeste *Bufo regularis* au stade têtard et le second au stade adulte. D'autre part, *P. africanum* peut se multiplier sur les têtards (néoténiques ovigères) tandis que *E. alluaudi* se multiplie par un cycle interne dans la vessie de l'Amphibien adulte. *P. africanum* est ainsi beaucoup plus dépendant du milieu aquatique que *E. alluaudi*. Des échantillonnages ont démontré que *P. africanum* infeste surtout les classes d'âge jeunes (longueurs inférieures à 8 cm), et *E. alluaudi* les classes d'âge plus élevées (longueurs supérieures à 8 cm). *P. africanum*, qui se transmet d'adulte à têtard ou de têtard à têtard

est donc avant tout une maladie du jeune crapaud. *E. alluaudi* qui se transmet lors de l'accouplement de partenaire à partenaire, est une maladie vénérienne de l'adulte. Des statistiques réalisées au Togo démontrent que les deux parasites y sont strictement allopatriques, *P. africanum* caractérisant les aires les plus humides et *E. alluaudi* les zones sèches. Le mode de transmission revêt ainsi une valeur adaptative vis-à-vis du climat. Plusieurs hypothèses sont examinées pour expliquer l'exclusion mutuelle des deux Polystomes; parmi ces hypothèses, l'existence de deux espèces jumelles de crapauds confondus sous le nom de *Bufo regularis* n'est pas à écarter

ABSTRACT

The adaptive value of the mode of transmission among Polystomatidae (Monogenea)

The comparison of the life cycles of *Polystoma africanum* and *Eupolystoma alluaudi* carried out in Togo, shows that the first one infests, according to the classical way, *Bufo regularis* at the tadpole stage and the second one at the adult stage. Besides *P. africanum* can multiply on the tadpoles (egg-laying neoténics), while *E. alluaudi* multiplies following an internal cycle in the bladder of the adult amphibian. So, *P. africanum* is more dependent on the aquatic environment than *E. alluaudi*. Statistics shows that *P. africanum* infests mostly the youngest (under 8 cm long) and *E. alluaudi* the oldest (over 8 cm long) toads. *P. africanum* which

is conveyed from adult to tadpole or from tadpole to tadpole is mainly a disease of the young toad. *E. alluaudi* which is conveyed during the coupling from one mate to the other, is a venereal disease of the adult. Statistics done in Togo, show that the two parasites are strictly allopatric; *P. africanum* characterizes the most humid parts of the country and *E. alluaudi* the dry areas. The mode of transmission has an adaptive value towards the climate. Several hypotheses could explain the mutual exclusion of the two Polystomes; among these, the existence of two sibling species of toads confused under the name of *Bufo regularis* must not be discarded.

Nos recherches sur les cycles biologiques des *Polystomatidae* des régions tropicales et subéquatoriales d'Afrique ont montré que les *Bufo*nidae du genre *Bufo* hébergent dans leur vessie urinaire deux Monogènes (fig. 1) dont les cycles biologiques sont bien différents :

Polystoma africanum Szidat, 1930 ;

Eupolystoma alluaudi (de Beauchamp, 1913), Euzet et Combes, 1967.

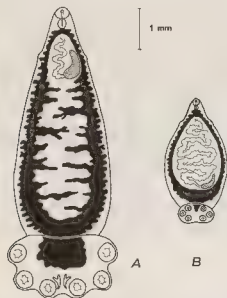


FIG. 1. — *Polystoma africanum* Szidat, 1930, à gauche (A). *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913) Euzet et Combes 1967, à droite (B). La silhouette du tube digestif (en noir) et le développement très différent de l'utérus ne permettent aucune confusion

I. — COMPARAISON DES CYCLES DE *Polystoma africanum* ET *Eupolystoma alluaudi*

P. africanum présente un mode de développement en tous points comparable à celui des Polystomes

paléarctiques et néarctiques. Nous avons déterminé que les larves nageantes, tout comme celles de *P. integerrimum* ou *P. nearcticum* par exemple, se fixent aux branchies des têtards. Si elles consomment du sang, elles grossissent rapidement en individus néoténiques ovigères qui disparaissent à la métamorphose ; si elles n'en consomment pas, elles évoluent très peu sur les branchies puis émigrent dans la vessie au moment de la métamorphose. C'est dans la vessie que les parasites deviennent adultes. Nous avons découvert les différents stades de ce développement, y compris la forme néoténique, chez les *Bufo regularis* Reuss, du Togo. Il est possible que se manifeste en outre un cycle interne direct du type de celui découvert par COMBES (1967, 1968) chez *P. integerrimum* et *P. pelobatus* en Europe, c'est-à-dire ne provoquant qu'une multiplication très limitée du parasite sur place.

E. alluaudi possède également des larves nageantes (BOURGAT et SALAMI-CADOUX, 1974), mais nous avons déterminé qu'elles n'infestent les branchies des têtards ni dans les conditions naturelles, ni dans les conditions expérimentales. Ces larves pénètrent directement dans le cloaque des *Bufo regularis* adultes quand ces derniers sont dans l'eau, font un séjour de quelques semaines dans le rein, puis émigrent dans la vessie ; c'est là que, comme précédemment, les parasites deviennent adultes (SALAMI-CADOUX, 1975). Chez *E. alluaudi*, il n'y a donc jamais de production d'œufs par une génération néoténique. En revanche, il existe un cycle interne dans la vessie (COMBES, BOURGAT, et SALAMI-CADOUX, 1973) qui peut multiplier démesurément la population du parasite sur place (jusqu'à plusieurs milliers d'individus). Dans notre précédent travail, nous avons interprété l'infestation de l'Amphibien adulte et le cycle interne comme des adaptations de l'espèce *alluaudi* aux mœurs principalement terrestres de son hôte.

II. — RELATIONS ÂGE DE L'HÔTE — PRÉVALENCE DES PARASITES

Une statistique portant sur 884 crapauds de tous âges a démontré que :

1) Les classes de taille (mesures museau - anus) les plus petites sont les plus parasitées par *P. africanum* (fig. 2 A). Le nombre de crapauds parasités diminue nettement au-delà de 8 cm et devient nul à partir de 10 cm. On notera une légère anomalie au début du graphique de la figure 2 A, puisque les classes de taille 3-4 cm et 4-5 cm ne sont pas les plus parasitées; nous pensons que des *B. maculatus*, toujours indemmes, et difficiles à distinguer à l'état très jeune de *B. regularis*, sont confondus avec ces derniers dans nos échantillons; ce mélange entraîne évidemment une erreur par défaut dans les classes d'âge les plus jeunes (voir IV, 3°, c).

L'allure générale de la courbe confirme de manière parfaite que l'infestation se fait uniquement au stade têtard (l'élimination progressive de certains parasites explique la décroissance de la prévalence avec l'âge). Les deux sexes sont également parasités (61 mâles sur 146, soit 41,7 % et 26 femelles sur 63, soit 41,2 % à Palimé, localité où le parasite est le plus abondant).

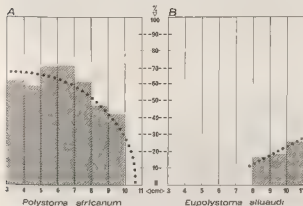


FIG. 2. — Infestation de *Bufo regularis* par *P. africanum* et par *E. alluaudi* en fonction des classes de taille : les *Bufo* de taille petite ou moyenne sont les plus infestés par *P. africanum* ; au contraire, *E. alluaudi* ne se manifeste que chez des individus de plus de 8 cm (dimensions mesurées du museau à l'anus).

2) Au contraire, pour *E. alluaudi* (fig. 2 B), seules les classes de taille supérieure 8 cm pour les mâles et à 9 cm pour les femelles sont parasitées; aucun crapaud jeune n'a jamais été trouvé infesté quel que soit son sexe. Cela confirme de façon parfaite que l'infestation ne se fait jamais au stade têtard. Au contraire, ici, la prévalence augmente sensiblement avec l'âge. Les *Bufo regularis* n'allant à l'eau que pour se reproduire, nous en concluons qu'ils ne peuvent s'infester qu'à leur première parade et que la transmission se fait au cours de l'accouplement : lorsqu'un jeune crapaud (qu'il s'agisse du mâle ou de la femelle) s'accouple avec un partenaire plus âgé (c'est-à-dire, s'étant déjà reproduit) et parasité, les larves sortent du cloaque de l'un pour entrer dans le cloaque de l'autre (1). La parade rassemblant côte à côte de nombreux couples, des larves peuvent aussi gagner les couples voisins. Les mâles paraissent un peu plus parasités que les femelles (55 mâles sur 258, soit 21,3 % et 12 femelles sur 90, soit 13,3 % pour un lot de 348 *B. regularis*).

Cette intervention du comportement sexuel de l'hôte dans la transmission d'un Monogène est la première décrite chez les *Polystomatidae*. Elle est, nous semble-t-il, la seconde connue chez les Plathelminthes, LLEWELLYN (1974) venant de décrire, pour un ectoparasite il est vrai, un processus comparable chez des Monogènes de Calmar du genre *Isancistrum*.

En conclusion :

1) *P. africanum* se présente comme une maladie du jeune, contractée pendant la vie aquatique larvaire.

2) *E. alluaudi* se présente comme une maladie vénérienne de l'adulte, contractée au cours de l'accouplement.

3) Il ressort clairement que *P. africanum* présente un mode de transmission et d'évolution beaucoup plus contingent du milieu aquatique que *E. alluaudi*.

(1) Rappelons (COMBES, BOURGAT et SALAMI-CADOUX, 1973) que les larves accomplissent tout leur développement dans l'utérus du ver et éclosent aussitôt expulsées.

III. — CORRÉLATIONS CLIMAT — AIRES DES PARASITES

Les documents météorologiques démontrent qu'au Togo des conditions quasi-sahéliennes descendent jusqu'au voisinage de l'Océan, séparant le bloc fo-

restier éburnéoguinéen du bloc forestier d'Afrique Centrale. Il en résulte qu'en ce seul point du golfe de Guinée, la savane, avec ses baobabs, vient au contact du littoral. Seul un secteur restreint - côté Ghana - offre une pluviosité suffisante pour le développement de la forêt. Nous reproduisons (fig.3 A) la carte des climats du Togo et l'extension de la forêt d'après LAMOUROUX (1969).

Ayant noté que les aires de *P. africanum* et de *E. alluaudi* paraissent a priori complémentaires, nous avons recherché si le mode de transmission de chacun des parasites pouvait avoir une valeur adaptative à l'égard du milieu, et notamment du climat.

Nous avons dans ce but effectué deux enquêtes, sur l'ensemble du territoire d'une part, le long d'un transect d'autre part. Pour ces deux enquêtes nous exprimons les résultats quantitatifs en prévalence (pourcentage d'hôtes infestés). Nous n'indiquons ni intensité, ni rapport de populations, car pour *E. alluaudi*, ces deux paramètres sont fortement influencés par le cycle interne, de sorte que les comparaisons avec *P. africanum* se trouvent a priori faussées.

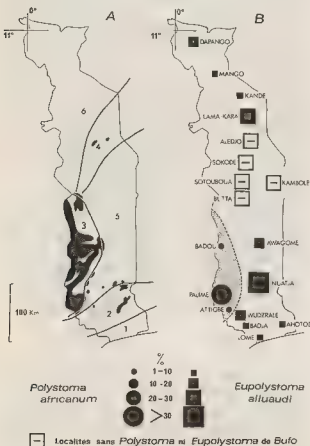


FIGURE 3

A. — Climat et végétation du Togo d'après LAMOUROUX (1969). Climats : 1 = subéquatorial côtier ; 2 = subéquatorial de transition ; 3 = climat tropical de montagne (sud) humide ; 4 = climat tropical de montagne (nord) plus sec ; 5 = climat tropical de plaine (centre), guinéen ; 6 = climat tropical de plaine (nord), soudanien. - Végétation : Forêt soudano-guinéenne en noir.

B. — Enquête épidémiologique sur l'ensemble du territoire togolais, pour des échantillons de *Bufo regularis* supérieurs à 50 dans chaque localité. En pointillé, aire vraisemblable de *P. africanum* au Togo, en corrélation nette avec la forêt.

1) Enquête sur l'ensemble du territoire.

Les résultats qualitatifs et quantitatifs de l'enquête sont exprimés sur la figure 3 B. Celle-ci démontre que *P. africanum* est localisé à la région la plus humide (forêt) et que *E. alluaudi* occupe une aire apparemment complémentaire (savane) avec toutefois une lacune vers le centre du Togo.

2) Enquête en transect

Les résultats qualitatifs et quantitatifs du transect, réalisé entre la forêt de Klouto et la savane de Lomé, sont exprimés sur la figure 4. Ces résultats confirment ceux de l'enquête globale. Ils permettent de plus une constatation importante : il n'y a pas de contact réel entre *P. africanum* et *E. alluaudi*. Nous n'avons jamais trouvé ce contact ni sur le transect ni ailleurs : aucun individu, et pas davantage une population,

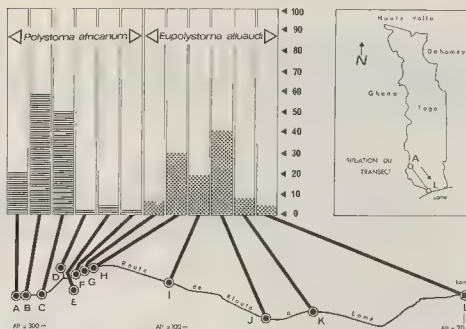


FIG. 4. — Enquête épidémiologique en transect effectuée entre la région de Klouto et celle de Lomé, pour des échantillons de *Bufo regularis* supérieurs à 50 dans chaque localité. *P. africanum* et *E. alluaudi* apparaissent comme allopatriques.

Localités : A = Koussountou; B = Pallimé; C = Tové; D = Nyongho; E = Agbessia; F = Attigbé; G = Akoumahou; H = Gadjagan; I = Wadzaïé; J = Assahou; K = Wadja; L = Lomé.

n'ont été trouvés parasités conjointement par les deux Polystomes. On remarque au contraire que les populations de *P. africanum* et *E. alluaudi* chutent au moment où elles se rapprochent l'une de l'autre. En l'état actuel des recherches, les deux espèces ne sont jamais sympatriques.

IV. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Il ne nous échappe pas que l'interprétation de nos résultats est difficile. Nous proposons les conclusions suivantes, dont certaines nous paraissent solides et d'autres plus hypothétiques :

1) Il est clair que *P. africanum* est l'espèce des zones humides, *E. alluaudi* l'espèce des zones plus sèches. Le premier ayant, comme nous l'avons démontré, un cycle beaucoup plus « aquatique » que le second, il semble que le mode de transmission ait

une valeur adaptative vis-à-vis du climat, chez les *Polystomatidae*. Pluviosité et température peuvent avoir un rôle sélectif, en favorisant, suivant les régions, des milieux plus ou moins pérennes et plus ou moins frais. La corrélation entre la multiplication démographique en milieu aquatique (par le néoténisme) de *P. africanum* et le biotope forêt d'une part, la corrélation entre la multiplication démographique en milieu terrestre (par le cycle interne) de *E. alluaudi* et le biotope savane d'autre part, sont symbolisées et résumées sur la figure 5.

2) La complémentarité des aires des deux Polystomes est cependant délicate à expliquer. En se fondant sur le paragraphe précédent, on peut comprendre que *P. africanum* n'existe pas en savane; en effet comme COMBES (1968) et MAEDER (1973) l'ont souligné, la génération néoténique, probablement nécessaire au maintien de l'espèce, s'accommode mal de milieux temporaires. On comprend moins bien (qui peut le plus, peut le moins) que *E. alluaudi* n'existe pas en forêt.

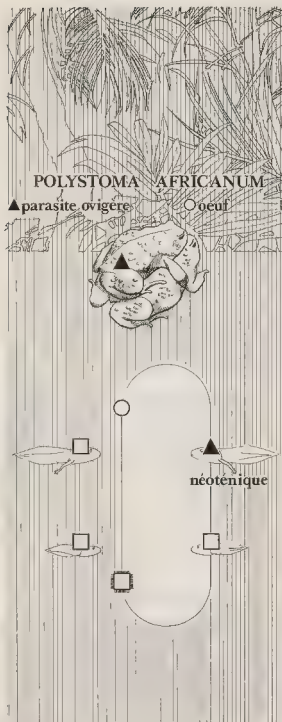


FIG. 5 — Schéma des cycles biologiques de *P. africanum* (à gauche) et de *E. alluaudi* (à droite). D'un point de vue démographique, la génération néoténique de *P. africanum* apparaît comme remplacée par le cycle interne chez *E. alluaudi*. Le maintien de *E. alluaudi* dépend ainsi beaucoup moins de milieux aquatiques pérennes que celui de *P. africanum* et peut expliquer l'adaptation de *E. alluaudi* à la savane, tandis que *P. africanum* est le Monogène de forêt.



3) Pour expliquer cette exclusion, on peut invoquer trois causes possibles :

a) concurrence directe entre les espèces (qui occupent chez leur hôte, au moins à l'état adulte, des niches identiques); cette hypothèse nous paraît peu vraisemblable, puisque nous avons démontré que les parasites s'adressent à des classes d'âge presque entièrement différentes; il n'est pas interdit de penser cependant que *P. africanum* pourrait immuniser (?) le crapaud contre l'agression de *E. alluaudi*.

b) intervention d'un facteur du milieu agissant directement sur les parasites (ou à la rigueur sur la réceptivité de l'hôte); aucun début de preuve ne vient étayer cette hypothèse, mais celle-ci ne peut être écartée *a priori*.

c) existence de deux ou plusieurs espèces jumelles de crapauds, confondus actuellement sous le nom de *Bufo regularis*; certaines de ces espèces seraient strictement allopatriques, soit par étroite adaptation à un milieu donné, soit par exclusion mutuelle due à l'occupation d'une niche identique, soit encore par combinaison des deux; précisons que *Bufo maculatus* est présent dans plusieurs de nos localités, mais qu'il n'héberge pas de Polystomes, de sorte qu'il paraît étranger au problème; cette absence de Polystomes chez *B. maculatus* (très voisin de *B. regularis*) est d'ailleurs en soi une preuve que les Polystomes sont hautement spécifiques.

Des trois hypothèses a, b et c, nous ne cachons pas une certaine préférence pour la troisième, qui est au surplus en parfait accord avec la spécificité généralement étroite des Monogènes *Polystomatidae*. Elle ne change rien à nos conclusions sur la valeur adaptative du mode de transmission, le Polystome au cycle le plus aquatique se trouvant chez l'espèce de *Bufo* caractéristique de la zone humide.

Nous ajouterons que la majorité des récoltes connues jusqu'ici de Polystomes africains dont la biologie est voisine de celle de *P. africanum* paraissent coïncider avec les zones humides, et celles de *E.*

alluaudi avec les zones sèches (COMBES, 1975). Il est en tous cas indiscutable que, de tous les Monogènes connus, *E. alluaudi* est celui qui présente le cycle de reproduction le plus conforme à une écologie « sèche », puisque son mode de transmission implique la phase nageante libre la plus courte connue dans ce groupe zoologique.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURGAT (R.) et SALAMI-CADOUX (M.-L.), 1974. — Contribution à l'étude de *Eupolystoma alluaudi*. *Ann. Parasitol.*, **48** (6), 755-760.
- COMBES (C.), 1967. — Biologie des *Polystomatidae* (Monogenea) : existence et démonstration expérimentale des possibilités de cycle interne direct. *Bull. Soc. Zool. France*, **92** (1), 129-133.
- COMBES (C.), 1968. — Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, **51** (1), 1-195.
- COMBES (C.), BOURGAT (R.) et SALAMI-CADOUX (M.-L.), 1973. — Biologie des *Polystomatidae* : Le cycle interne direct chez *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913). *Z. f. Parasitenk.*, **42**, 69-75.
- COMBES (C.), 1975. — Biogéographie mondiale des *Polystomatidae*. Volume in memoriam Acad. B.E. BYCHOWSKY (sous presse)
- LAMOUREUX (M.), 1969. — Notice explicative n° 34. Carte pédologique du Togo. *Publications de l'O.R.S. T.O.M.*, Paris : 1-91.
- LLEWELLYN (J.), 1974. — The biology of *Isancistrum* monogenean parasites of the cephalopod *Alloteuthis subulata*. *Proc. Third Int. Congr. Parasitol.*, **1**, 728-729.
- MAEDER (A.-M.), 1973. — Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte d'Ivoire. *Rev. Suisse Zool.*, **80** (2), 267-322.
- SALAMI-CADOUX (M.-L.), 1975. — Transmission et développement du Monogène réno-vésical *Eupolystoma alluaudi*. *Bull. Soc. Zool. France* **100** (3), 283-292.

DISPARITION D'UN BIOTOPE A *MESSOR CAPITATUS* LATR. (HYMÉNOPTÈRE FORMICIDÉS) CONSÉCUTIVE A L'ÉVOLUTION NATURELLE D'UN CAUSSE EN PÉRIGORD NOIR

par Bernadette DARCHEN

Station Biologique des Eyzies, Les Eyzies, Dordogne, (France)

RÉSUMÉ

Dans ce travail, nous décrivons la disparition progressive et naturelle d'une espèce de Fourmi granivore, *Messor capitatus* Latr., consécutivement à la modification d'un causse à *Festuca* en Périgord Noir. La mise en parallèle de photos, prises au début de ce siècle et de photos actuelles, des mêmes lieux, montre très clairement à quel point le paysage s'est reboisé après l'abandon de l'élevage des ovins. Les fourmis qui prospéraient dans

le causse régressent lors de l'envahissement arbustif. En l'espace de 15 ans, on a pu voir comment se fait cette élimination. Il apparaît, d'après nos observations, que les *Messor* ne peuvent fonder de nouvelles colonies, car les ressources alimentaires, vraisemblablement déficitaires, ne leur permettent pas d'élever suffisamment de sexués. La disparition de l'espèce est due au non renouvellement des colonies finissantes.

SUMMARY

The regression of the harvesting ant Messor capitatus Latr. (Hymen. Apidae) consecutive to the natural evolution of the kartz plateau of the Périgord Noir (S. W. FRANCE)

On the kartz plateau or « Causse » of the Périgord Noir (S. W. France), the harvesting ant Messor capitatus Latr. is becoming progressively rarer, and is in the process of disappearing. Comparison of pictures of particular biotopes taken at the beginning of the century and

recently shows that there areas are in the process of natural reforestation. This is due to the great reduction in the numbers of grazing sheep. With progressive invasion of shrubs, once-flourishing ant colonies regress. The gradual elimination of the colonies is based upon observations carried out during a period of 15 years. Its direct cause is increasing food scarcity for the ants which are therefore unable to produce enough queens to found new colonies.

Il y a plusieurs années de cela, nous avons étudié l'écologie et la biologie de deux espèces de fourmis terrioles, granivores, vivant dans le Sud-Ouest de la France. Ces fourmis appartiennent toutes deux au genre *Messor*. Ce sont par excellence des fourmis

méditerranéennes, la plupart des espèces de ce genre étant inféodées à l'Europe méridionale et à l'Afrique du Nord. D'une manière générale, ce sont des fourmis de pays relativement secs, voire arides.

Dans la région des Eyzies, en Dordogne, où la

plus grande partie des recherches ont été effectuées, les *Messor* ne vivent qu'en des biotopes bien déterminés, très aisés à reconnaître. Les terrains d'élection de cette fourmi sont des pelouses sèches, le plus souvent disposées en orientation sud, où la végétation est de type mésoxérophile et calcicole. *Messor capitatus* Latr., en particulier, prospère remarquablement bien dans l'association végétale à *Festuca duriuscula*, caractéristique de ces terrasses. Mais le *festucetum* ainsi défini est sujet à modifications et, suivant que le sol s'enrichit ou se dégrade, il évolue de manière significativement différente.

Généralement, dans le *festucetum*, la couche de terre végétale a une épaisseur de 10 à 20 cm. Si elle est moindre, ou même inexistante, la pierraille calcaire sous-jacente a tôt fait d'affleurer. Dans ce cas, les touffes de graminées ont du mal à subsister, elles laissent très souvent la place à la composée *Stachelina dubia* qui présente alors une nette tendance à coloniser ce type de terrains.

Si, au contraire, l'évolution des pelouses conduit à un engraissement de la couche de terre végétale, le *festucetum* sera progressivement envahi et étouffé par une autre graminée *Brachypodium pinnatum*. L'avancée de cette plante se remarque très aisément, d'un simple coup d'œil. En effet, elle forme dans le *festucetum*, généralement vert-gris, des plages très nettes d'un vert beaucoup plus vif. Le développement du *brachypodietum* (association à *Brachypodium*) est la manifestation d'une reconquête végétale consécutive à un enrichissement des sols. A partir de cette étape, les plantes ligneuses croîtront de mieux en mieux pour aboutir, après un certain nombre d'années, à l'établissement de garrigues à chênes verts (*Quercetum ilicis*). Si *Messor capitatus* prospère dans le *festucetum*, en revanche, elle est rapidement éliminée des deux autres associations. Lorsque sur les pierrailles, la fétuque est à peine présente, le tapis végétal est, dans son ensemble, lâche, pauvre, il laisse à nu une grande partie du sol et, qui plus est, les quelques espèces portuses de graines dans ce cas ne semblent pas intéresser cette fourmi qui montre une prédilection marquée envers les graminées. Lorsque *Messor capitatus* aura quitté ces

cailloutis, elle sera remplacée, éventuellement, par *Messor structor* plus tolérante.

Dans le 2^e cas, lorsque le *festucetum* disparaît au profit du *brachypodietum*, il est nécessaire d'observer avec soin les *Messor* pour comprendre les motifs de leur élimination. Quelle est, en effet, la cause d'un tel phénomène ? Deux raisons principales nous paraissent rendre compte de cette exclusion.

1) D'abord l'aspect physique de la plante envahissante. Dans la pelouse sèche où dominent les petites graminées (*Festuca* et *Koeleria*) favorables à *Messor capitatus*, le sol n'est jamais totalement recouvert par le tapis végétal. Entre les touffes d'herbe, la terre est souvent à nu et l'on peut constater que les processions de récolte des Fourmis serpentent de préférence au niveau des zones libres de végétation. En revanche, lorsque le *Brachypodium* est présent, le tapis herbeux devient à la fois haut et très touffu. Il n'est plus possible aux *Messor* de se déplacer librement dans le lacis inextricable engendré par cette plante.

2) Par ailleurs, ce *Brachypodium* fournit très peu d'épis, donc, pour ces insectes granivores, il est d'un fort mauvais rapport, comparé aux graminées du *festucetum*.

Ainsi, d'une part, le *brachypodietum* est impraticable aux *Messor*, d'autre part, il est très pauvre en ressources alimentaires, rien d'étonnant, par conséquent, que ces Fourmis ne puissent résister à son avancée. Et, une fois que les *Messor* auront été éliminées, elles ne pourront plus reconquérir le terrain perdu. Elles seront, par la suite, remplacées, par une grosse espèce sylvicole, *Camponotus aethiops*, qui occupera la niche devenue vacante.

MESSOR CAPITATUS DANS LA RÉGION DES EYZIES

En 1960, lorsque nous avons commencé à nous intéresser à l'espèce *Messor capitatus* dans la région des Eyzies, nous la trouvions en abondance sur les



PHOTOS 1 et 2. — 1) Le site des Eyzies vers 1915 2) Le site des Eyzies en 1975. On peut voir par comparaison l'importance du reboisement. Les plateaux supérieurs (A) sont totalement recouverts par une garrigue à chênes verts. Les terrasses (B) encore occupées par le *festucetum* montrent que celui-ci n'existe plus qu'à l'état de relique. C'est sur ces terrasses que nous avons étudié *M. capitatus* Latr.

PHOTOS 3 et 4. — Le rocher de la Penne aux Eyzies, vers 1915 (photo 3) et en 1975 (photo 4). Là aussi on peut juger de l'évolution de la végétation

pelouses en escarpements surplombant la vallée de la Vézère. Les plateaux supérieurs dominant ces pentes ensoleillées étaient, à cette époque, couronnés de chênes verts, et donc, impropres à cette espèce. Cette fourmi semblait avoir trouvé sur les terrasses en aplomb son biotope de prédilection, le grand nombre de ses colonies laissant croire à une belle prospérité.

Toutefois, notre attention a été attirée rapidement par deux faits : lors de la production annuelle des

sexués, à partir de juillet, la fouille des nids ne révélait que peu de reines ailées. D'autre part, l'inspection méthodique de tous les gîtes de fondation possibles, n'ont jamais permis de découvrir, au cours de 7 années consécutives, la moindre trace de jeune société ou de fondation. Très peu de sexués et pas de fondations nouvelles, ces informations étaient concordantes : elles nous donnaient à penser que, malgré les apparences, *Messor capitatus* devait se trouver en déséquilibre écologique avec son milieu.

Récemment nous avons eu le privilège de consulter une vieille collection de photographies sur plaques de verre, ayant pour thème, la vallée des Eyzies (*). A notre grand étonnement, nous avons découvert que la région en question était, au début du siècle, beaucoup moins boisée que maintenant. A tel point, par exemple, que les garrigues à chêne vert des plateaux supérieurs, n'étaient, à ce moment-là, qu'un simple causse sans la moindre plante ligneuse. Nous avons enquêté auprès des anciens habitants du village. Leurs avis sont unanimes : il y a une soixantaine d'années, on trouvait encore sur ces coteaux de nombreux troupeaux de moutons et de chèvres entretenant la végétation dans la forme qu'elle avait alors, c'est-à-dire un causse, très vraisemblablement envahi par la féruque. Puis, cet élevage est tombé en désuétude. Vers 1940, certains renseignements nous indiquent que le reboisement des plateaux supérieurs était déjà bien amorcé. En 1960, lorsque nous sommes arrivés, il était total. Les photos prises entre cette époque (1960) et maintenant ne révèlent plus de différences sensibles. En particulier, l'envahissement des terrasses par les éléments ligneux n'a guère progressé. Ça et là, on remarque en ces lieux quelques plages de *Brachypodium*, mais elles restent discrètes.

Toutefois, depuis quinze ans il est indéniable que *Messor capitatus* a régressé. L'espèce a quasiment disparu des terrasses en aplomb bien que celles-ci se soient peu modifiées sur le plan floristique. Et, cette disparition corrobore nos observations concernant l'absence quasi totale de jeunes sociétés, que nous notions au début de ces recherches. Elle s'inscrit dans une suite logique, et était prévisible. Là où l'on comptait une douzaine de nids en 1960, il n'y en a plus un seul maintenant. Sur l'ensemble d'une falaise, la densité des colonies est tombée de 7 à 1. Cette évolution constatée, nous apporte la preuve que notre opinion était fondée lorsque nous pensions que, malgré la densité de la population d'alors, l'espèce était en train de disparaître. Et la voie de cette

élimination progressive doit être recherchée dans le non renouvellement des sociétés finissantes.

LES RAISONS DE LA DISPARITION DE *Messor capitatus*

On peut se demander alors pourquoi il y a si peu de colonies nouvelles ?

Nous avons vu que les sociétés adultes ne produisent qu'un nombre très faible d'essaimage. Sur les escarpements étudiés, lors de la fouille des nids, nous avons compté en tout, dans une colonie, 25 reines prêtes à essaimer, dans une autre trois, dans une autre... une. Ces dénombrements étonnent par leur faiblesse et l'on comprend sans peine qu'une si petite quantité de sexués ne puisse faire face aux pertes encourues lors des essaimage. Mais, pour quelle raison y a-t-il donc si peu de sexués produits par colonie, chaque année ? Bien que nous n'ayons pas de preuve irréfutable, nous pensons qu'il faut incriminer des ressources alimentaires déficitaires.

Messor capitatus est une fourmi strictement granivore qui amasse toutes sortes de graines. Elle récolte tant que les conditions météorologiques le lui permettent et tant qu'il y a des graines à récolter. Mais, il ne semble pas qu'elle utilise toutes ses cueillettes. Aux Eyzies, et dans les environs, nous avons constaté qu'à longueur d'année les greniers de cette Fourmi sont pleins de semences d'*Hippocrepis* et surtout des petites cistacées *Fumana* et *Helianthemum*. Or, ces mêmes graines provenant des récoltes des Fourmis et données à des *Messor* en élevage sont constamment délaissées au profit de graminées ajoutées par l'expérimentateur (blé, millet, alpiste, etc...). Ainsi, malgré les apparences, *Messor capitatus* ne doit pas avoir sur ces terrasses réduites, suffisamment de graines consommables à sa disposition.

Aux mois de juin-juillet-août (1^{re} quinzaine), les petites graminées du *festucetum* arrivent à maturité. Elles sont l'objet d'une cueillette intensive de la part des Fourmis et sont mangées, sans attendre, au fur et à mesure de leur récolte. Elles sont alors très tendres et non complètement mûres. Cette époque de grandes

(*) Nous tenons à remercier tout spécialement M. J. GUICHARD, conservateur au Muséum des Eyzies, qui a eu l'amabilité de nous confier ces photos.

récoltes et de ripailles correspond aussi au moment où les besoins alimentaires des sociétés sont au paroxysme. En effet, pendant ces mois-là, les larves de sexués connaissent leur plus forte croissance. Malgré la fébrilité des ouvrières à s'approvisionner, il apparaît que la fourniture, en petites graminées, aux graines minuscules, est insuffisante pour assurer une importante production de gros individus. Car on sait, par ailleurs, qu'un apport alimentaire abondant conditionne, pendant la période du grand accroissement des larves, la différenciation en sexués.

A étudier le rythme des récoltes et de la consommation des graines chez *Messor capitatus*, l'hypothèse qui nous semble la mieux fondée pour rendre compte de l'élimination progressive de cette espèce est donc, en définitive, la précarité des ressources alimentaires actuelles, les graines utiles à cette Fourmi n'étant, en fin de compte, pas assez nombreuses pour assurer une production de sexués normale. Ainsi, bien que depuis 15 ans le faciès végétal ait peu changé, l'exiguïté des territoires où survivaient jusqu'ici les *Messor*, les condamne à une éradication plus ou moins complète.

On peut se demander, lorsqu'au début du siècle le causse était beaucoup plus largement répandu, quelle était alors l'aire de répartition de cette Fourmi dans la région ? Question insoluble ici même, mais à laquelle on peut, sans doute, répondre par comparaison avec ce que l'on observe, de nos jours, dans le causse de Limogne (environ de Cahors), par exemple. Il est très vraisemblable que *Messor capitatus* colonisait les plateaux supérieurs actuellement boisés, elle était partout où croissait le *festucetum*. Mais, nous avons remarqué aux environs de Limogne, que cette Fourmi est d'autant plus abondante que l'herbe du causse est moins broutée. En effet, si les pâturages sont très fréquentés, surtout au printemps, les petites graminées ne peuvent fructifier et les fourmis, une fois encore, sont soumises à l' inanition.

Ainsi, la prospérité de *Messor capitatus* est liée à tout un ensemble de facteurs qui se remanient et s'équilibrent constamment. Cette fourmi est inféodée au *festucetum*, mais, ce dernier, doit présenter certains critères précis pour être favorable. En effet, il doit, à la fois, être peu pâturé, pour permettre les

récoltes des graines par les Fourmis, mais, en même temps, suffisamment visité par les moutons afin que le *Brachypodium*, et par suite la garrigue, ne puissent prendre le pas sur lui. La stabilité de cet ensemble est, en fin de compte, conditionnée par l'homme et son élevage. Dans la région de Royan, *Messor capitatus* est prospère aussi, mais là ses conditions de vie sont différentes car ses biotopes d'élection ne sont plus les mêmes. Il est possible, d'ailleurs, que l'urbanisation croissante et l'emploi des insecticides dans les cultures de ces régions, rendent bientôt illusoire toute enquête écologique sur ce sujet.

CONCLUSION

Grâce à des documents photographiques anciens, nous avons pu juger que l'évolution d'un paysage qui est passé, en moins d'un demi-siècle, d'un causse à mouton, à une garrigue à chênes verts, ce dernier faciès semblant représenter un climax.

En même temps que cette évolution végétale se poursuivait, la faune aussi se modifiait. Nous avons saisi une des étapes de cette transformation en étudiant l'écologie d'une fourmi moissonneuse, *Messor capitatus*. Cette fourmi, abondante il y a 15 ans sur les terrasses encore dévolues au *festucetum*, a aujourd'hui pratiquement disparu de ces terrains, malgré une faible transformation des associations végétales en place. Cette étude nous permet de saisir les mouvements de bascule qui peuvent entraîner la disparition d'une espèce lorsqu'une modification quelconque ébranle trop profondément l'équilibre d'un système. L'espèce se maintient jusqu'à une limite de rupture, mais on n'a pas toujours la chance de pouvoir saisir, au bon moment, le point de non retour, car il manque souvent dans ces recherches, le facteur « durée ». Les informations que nous rapportons ici s'appuient sur des observations commencées il y a 15 ans sur ce même sujet et hautement valorisées par la découverte de documents photographiques vieux de 60 ans. Ces photos de paysage prennent un grand intérêt si on les met en parallèle

avec celles que l'on obtient de nos jours, des mêmes endroits. La campagne a été peu modifiée jusqu'à ces dernières années par l'accroissement de l'habitat, seules les pratiques agricoles ont changé et l'on peut voir, grâce à ces images, comment et en combien de temps évolue, dans cette région, un causse laissé à lui-même.

BIBLIOGRAPHIE

- DELAGE (B.), 1968. — Recherches sur les Fourmis moisonneuses du Bassin Aquitain: Ecologie et Biologie. *Bull. Biol.*, **102**, n° 3, 315-367.
- DELAGE-DARCHEN (B.), 1974. — Polymorphismus in der Ameisengattung *Messor* und ein Vergleich mit *Pheidole*, 590-603, in G.H. SCHMIDT Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart.
- LAVERONE (D.) — Recherches sur quelques associations végétales des environs de Périgueux (D.E.S.).
- REY (P.), 1960. — Essai de phytocinétique biogéographique Paris, éd. C.N.R.S.
- VIROT (R.), 1953. — Végétation du Bas-Périgord. Cahiers des Naturalistes, *Bull. des N.P.* n.s.8, 103-112; 1954 n.s. 9, 25-40; 1955 n.s. 11, 3-20; 1955 n.s. 11, 53-63
- CARTES DE LA VÉGÉTATION DE LA FRANCE. — Ed. C.N.R.S., feuille de Bergerac.

ÉCOLOGIE ET AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE

par J.-C. FISCHER

Service de Conservation de la Nature, Muséum National d'Histoire Naturelle

RÉSUMÉ

A la vive opposition qui a longtemps caractérisé les rapports entre « consommateurs » et « protecteurs » du milieu naturel, tend à se substituer actuellement une coopération volontaire, les responsables de l'aménagement ayant de plus en plus tendance à demander aux écologistes, non seulement des conseils sur les erreurs à éviter, mais encore des solutions originales à leurs problèmes.

Directement issue des graves difficultés que pose au

monde moderne la dégradation du milieu de vie, « l'écologie d'aménagement » a besoin de se définir pour s'affirmer et se développer.

L'intervention des écologistes en ce domaine tend à se structurer suivant trois axes principaux qui sont étroitement complémentaires : la localisation préférentielle des aménagements, leur intégration au milieu et au site, et la surveillance des facteurs d'environnement.

SUMMARY

Ecology for planning and management

In place of the strong opposition which for a long time has characterized the relationships between « consumers » and « protectors » of nature, there is at present a tendency to substitute a voluntary cooperation : those responsible for planning and management are showing more and more of a tendency to ask the ecologists, not only their advice on the errors to avoid, but moreover original solutions to their problems.

Directly issuing from the grave difficulties that the

degradation of the environment poses to the modern world, the « ecology for planning and management » needs to define itself in order to progress and to develop.

The intervention of ecologists in this domain is tending to follow three closely related principal lines of actions : the localisation of projects, their integration into the environment, and the surveillance of environmental factors.

I. — INTRODUCTION

Face aux problèmes cruciaux que posent à l'humanité d'aujourd'hui la protection du cadre de vie, l'aménagement de l'espace et la gestion des ressources naturelles, l'écologie apparaît de plus en plus comme l'un des outils de la décision économique, aussi bien dans les pays fortement industrialisés que

dans ceux où dominent encore les pratiques culturelles traditionnelles.

De ceci les écologistes, dans leur très grande majorité, ont parfaitement conscience, ayant été parmi les premiers à souligner les origines, la nature et l'ampleur des problèmes en cause (HEIM, 1952, 1973; DORST, 1965), avant même que ne s'en préoccupent les économistes (SAINT-MARC, 1971; MEADOWS et al., 1972).

Après les nombreux débats qu'ont d'abord suscité cette prise de conscience — où s'opposèrent âprement protecteurs et consommateurs de la nature — et après les rebondissements socio-économiques de la récente crise énergétique, il semble que les esprits s'orientent maintenant vers des solutions moyennes alliant la qualité de la vie à une croissance modérée : ce que l'on nomme le « développement ».

Il apparaît d'évidence normal et même souhaitable que l'homme, ne pouvant ignorer des liens vitaux qui l'unissent à la biosphère (dont il est partie intégrante), assume pleinement son rôle spécifique — à l'image des autres espèces vivantes — en aménageant son milieu de vie, dont il a par surcroît la faculté de contrôler partiellement l'évolution. Et on trouve effectivement de moins en moins de défenseurs de la nature pour prétendre faire de la protection une fin en soi, et du milieu naturel un musée réservé (1).

Mais encore faut-il que l'homme agisse d'une manière qui ne lui soit pas contraire, et qui aboutisse à élargir ses possibilités de vie au lieu de les restreindre (sans préjuger de ce qui peut être estimé, suivant les différentes optiques, comme « favorable » ou « défavorable » à l'homme, et qui relève des choix de société) (FISCHER, GIRARD et al., 1975). Et on constate effectivement qu'un nombre croissant d'utilisateurs, d'aménageurs et de décideurs (au niveau des populations, des collectivités locales, de l'administration et des pouvoirs politiques) se préoccupent maintenant des aspects écologiques auxquels ils ont été progressivement sensibilisés.

Les administrations en particulier se convainquent peu à peu, à la lumière de trop nombreux exemples récents, des graves difficultés où risquent de les entraîner les méthodes simplistes d'aménagement basées sur des considérations essentiellement foncières et économico-spatiales, au mépris des valeurs intrinsèques du milieu et de ses caractères évolutifs pro-

pres (2). Et bien qu'elle soit encore redoutée par certains responsables des décisions publiques du fait de son caractère apparemment contraignant, l'étude écologique permet dans la plupart des cas de déterminer l'option la plus satisfaisante et la plus avantageuse à terme, en apportant des arguments qui manquent trop souvent à ceux sur qui repose la responsabilité d'un choix parfois difficile.

On peut déjà enregistrer un besoin important en consultations et en analyses d'impact sur le milieu naturel à l'occasion de nombreux projets d'aménagement, tant agricoles que touristiques, industriels, autoroutiers, portuaires ou urbains, et aussi bien en régions d'altitude qu'en zones rurales ou littorales. Et il est permis d'envisager une demande accrue de ce type d'études dans les années à venir, demande à laquelle il serait pour le moins regrettable que les spécialistes de l'écologie ne soient pas suffisamment à même de répondre.

Les spécialistes appelés à intervenir sur un projet ou un programme d'aménagement ne doivent, pour autant, prétendre à aucun pouvoir de décision : celui-ci revient de droit à ceux sur qui repose la responsabilité des choix. Les spécialistes ont par contre le devoir de veiller à ce que les décisions soient prises en toute connaissance de cause, en apportant toutes informations utiles sur les conséquences prévisibles de tel ou tel choix ou parti d'aménagement et sur les dispositions à envisager ou à mettre en œuvre pour en assurer la meilleure intégration possible au plan du milieu naturel et humain.

Le but de cette communication n'est pas d'exposer, même très brièvement, les multiples aspects que peut revêtir l'application de l'écologie en matière de planification et d'aménagement : chaque cas est un cas d'espèce et leur diversité est infinie, fonction à la fois de la nature du milieu, des problèmes qui s'y posent et des pressions qui s'y exercent. Mon propos ne vise qu'à présenter, de manière aussi synthétique que possible, les notions de base que m'ont permis

(1) Cette optique demeure malheureusement celle de nombreux comités de défense qui, se présentant comme des protecteurs de la nature, n'agissent en fait que pour la protection d'intérêts catégoriels (résidents, amateurs de pêche ou de chasse...) en faisant indirectement le plus grand tort à celle des associations qui œuvrent effectivement — et avec le plus grand mérite — pour la sauvegarde des sites et des espaces naturels.

(2) Une réglementation nouvelle se met en place, que les administrations assimilent progressivement et qui les aide à reconsidérer leurs errements. Citons notamment la circulaire interministérielle du 22 février 1973 (n° 73-44) sur la politique d'espaces verts, et celle du 26 novembre 1973 (n° 73-206) sur la protection du littoral, ainsi que l'article 2 de la loi relative à la protection de la nature.

d'acquérir dans ce domaine diverses expériences et de nombreux témoignages (3), aussi bien en ce qui concerne les aspects méthodologiques de la question que ses principes essentiels.

II. — L'ÉCOLOGIE D'AMÉNAGEMENT : DÉFINITION ET TENDANCES

Grâce au développement de l'écologie fondamentale (qui s'exerce dans le but de connaître) et aux progrès de l'écologie appliquée (qui s'exerce dans le but d'agir), il est devenu possible d'intervenir sur la dynamique de nombreux peuplements végétaux et animaux, et de mettre au point des méthodes propres à améliorer la bio-physico-chimie des sols et des eaux de surface, à lutter contre l'érosion, à accroître la productivité des écosystèmes, à limiter le parasitisme... toutes applications d'un très grand intérêt pour la mise en valeur du milieu de vie.

L'intégration progressive des facteurs humains (socio-culturels, démographiques, sanitaires, économiques, politiques,...) a suscité parallèlement l'essor d'une écologie « politique » (au sens d'écologie « décisionnelle », comme il existe une économie « politique »), qui s'est exercée principalement dans les domaines relatifs à la qualité de l'environnement, à la gestion des ressources naturelles ou énergétiques, et à l'aménagement du territoire.

Nous conviendrons de désigner par « écologie d'aménagement » tout ce qui concerne l'intervention des spécialistes du milieu de vie (relevant des sciences de la terre, de la vie et de l'homme) au regard des divers aménagements ou pressions que les activités humaines exercent sur ce milieu (BECHMANN et FISCHER, 1974).

Une opération d'aménagement consiste en la mise au point d'un ensemble de dispositions spatiales et temporelles pour le développement, dans une région donnée, d'activités humaines. L'aménagement peut avoir différents objectifs : retour à des activités traditionnelles abandonnées, conversion d'activités antérieures, introduction de nouvelles activités ou au contraire blocage d'une situation existante (mise en réserve) (FISCHER, GIRARD et al., 1975).

L'écologie d'aménagement a ceci de particulier qu'elle impose de prendre en considération (au titre des données humaines du milieu) les facteurs d'ordre socio-culturel, économique, financier, foncier, technique, administratif, voire politique, dont les contraintes sont souvent sévères et extrêmement strictes : non pas qu'il faille les admettre sans réserve ou sans critique, mais bien les prendre en compte, à défaut de quoi les recommandations écologiques risqueraient de sombrer dans l'utopisme et d'être par conséquent sans effet (M. GOUNOT, 1975).

En ce qui concerne les éléments mêmes du milieu naturel (aspects physiques, chimiques et biologiques), l'écologie d'aménagement ne peut se satisfaire de la prise en compte des seules données de nature (données purement descriptives) sauf s'il s'agit de préconiser la mise en réserve d'un biotope remarquable ou d'un site d'intérêt scientifique ou culturel : ce sont, en règle générale, les données de structure et de fonctionnement relatives à la dynamique des systèmes naturels qui seront à rechercher et à utiliser, le but de l'écologie d'aménagement étant en effet de définir les aptitudes ou les contraintes du milieu au regard de tel ou tel type d'utilisation.

Ceci impose de raisonner en terme de « système » (voir E.P. ODUM, 1969; DE MONTGOLFIER, HUMBERT et FISCHER, 1974; M. GOUNOT, 1975; FISCHER, GIRARD et al., 1975; J.-P. CANCELA DA FONSECA, 1976), un système constituant le cadre d'inter-relations à l'intérieur duquel on peut étudier le comportement ou l'évolution d'une entité analysable. L'aménagement peut alors se concevoir comme une intervention consistant à modifier un système pour l'orienter vers une dynamique différente de celle qui lui a été propre jusqu'alors, ce qui n'exclut pas la recherche de certaines orientations de société confor-

(3) Je tiens à remercier ici tout particulièrement Roland BECHMANN (Centre Aménagement et Nature), Max FALQUE (Société du Canal de Provence), François LAPOIX (Service de Conservation de la Nature au Muséum National d'Histoire Naturelle), le Dr Claude LEROY (Institut Marcel Rivière), qui m'ont fait largement bénéficier de leur expérience, ainsi que tous mes collègues et amis des diverses équipes de travail auxquelles j'ai eu l'avantage de participer.

mes aux caractéristiques fondamentales des systèmes vivants, et notamment à leurs tendances très fortes à l'auto-organisation et à l'auto-régulation (FISCHER, GIRARD et al., 1975).

III. — L'INTERDISCIPLINARITÉ EN ÉCOLOGIE D'AMÉNAGEMENT

La plupart des études en écologie d'aménagement nécessitent la prise en compte d'un très grand nombre de données relevant de disciplines fort diverses. A titre d'exemple, voici une liste type sommaire des données à considérer pour une étude générale en région rurale d'altitude moyenne (4) :

— *Climat* : directions dominantes et force des vents ; type et régime des précipitations ; moyennes et écarts des températures ; valeurs de l'enneigement, de la gélivité et de l'ensoleillement ; particularités microclimatiques ; records séculaires atteints en précipitations, vents, températures.

— *Sol et sous-sol* : indices de perméabilité et de filtration ; stabilité mécanique ; sismicité ; résistance à l'érosion éolienne et de ruissellement ; capacités d'épuration bio-physico-chimique ; aptitudes culturelles ; aires d'extension des gisements minéraux en cours d'exploitation ou potentiels ; sites géologiques ou archéologiques remarquables (fouilles, gîtes fossilifères, coupes stratigraphiques d'intérêt majeur, grottes).

— *Eau* : régime et bio-physico-chimie des eaux de surface ; régime et alimentation des nappes aquifères ; résurgences, puits, captages ; records séculaires des étiages et des crues.

— *Flore et faune* : évolution climacique des peuplements végétaux ; espèces végétales et animales intéressantes du point de vue scientifique, socio-culturel, économique ; facteurs limitants des espèces indésirables et latitude d'introduction d'espèces

allochtones ; pyro-résistance de la végétation ; aptitudes du couvert végétal à la fixation des sols ; potentialités cynégétiques et halieutiques.

— *Polluométrie* : degré des pollutions existantes (atmosphère, eaux, sols) et des nuisances diverses ; niveaux des seuils spécifiques de tolérance biologique, psycho-sociologiques et économiques ; possibilités de limitation ou d'amélioration et risques d'aggravation.

— *Contexte socio-économique* : données démographiques, sociales, sanitaires, culturelles, foncières, économiques, administratives, réglementaires (pratiques culturelles, évolution des exploitations et des productions ; valeurs paysagères, sitologiques et architecturales ; pressions cynégétiques et halieutiques ; activités et potentialités touristiques ; plans et prescriptions des directions de l'agriculture, de l'équipement, de l'hygiène, ...).

En raison même de la diversité et de la complexité des aspects qu'elle nécessite d'intégrer, l'écologie d'aménagement ne peut être le fait d'« experts » isolés intervenant seuls sur la réputation de leur compétence (sauf s'il s'agit d'interventions limitées à des problèmes très ponctuels ou spécifiques) : dans toute étude d'aménagement, même relativement simple, l'intégration des données du milieu aux différents stades de l'inventaire, de l'analyse et de la synthèse, impose en effet une véritable concertation interdisciplinaire, en équipes cohérentes et étroitement coordonnées ; à défaut de quoi chaque intervenant risque de faire, en utilisant les méthodes propres à sa spécialité, sa propre affaire de l'étude d'aménagement (BECHMANN et FISCHER, 1974 ; G. LONG, 1974 ; FISCHER, GIRARD et al., 1975).

La constitution d'une équipe interdisciplinaire en écologie d'aménagement nécessite de réunir, souvent à la demande et pour une durée variable, un certain éventail de spécialistes placés sous la responsabilité d'un coordinateur. Celui-ci doit posséder les qualités d'un généraliste de haut niveau, apte à dominer sa spécialité sans l'imposer, à assurer la synthèse des divers points de vue et à présenter les conclusions sous une forme pratique et directement utilisable ; c'est à lui que reviendra notamment d'éviter (sauf raisons évidentes liées à la nature du milieu ou à la définition des objectifs) que soit trop fortement privi-

(4) Cette liste, purement indicative, est donnée *in abstracto*. Elle ne s'applique à aucun milieu défini ni à aucun objectif précis, chaque étude nécessitant une prise de données rigoureusement adaptée, fonction à la fois de la nature du ou des milieux concernés et de la définition des objectifs.

légée une approche disciplinaire donnée (par exemple l'approche phyto-sociologique, ou l'approche géomorphologique), ce qui pourrait avoir pour conséquence de sectorialiser *a priori* l'étude et d'en fausser la stratégie (BECHMANN et FISCHER, 1974 ; FISCHER, GIRARD et al., 1975).

Encore faut-il ajouter que l'interdisciplinarité, en matière d'écologie d'aménagement, ne se limite pas aux spécialistes du milieu naturel : les principaux membres d'une équipe écologique devront être à même d'assimiler les multiples contraintes socio-économiques, foncières, administratives, qui caractérisent toute opération d'aménagement, et de converser avec les responsables ou les techniciens de domaines apparemment aussi éloignés des sciences de la nature que peuvent l'être par exemple les travaux publics en matière de constructions autoroutières ou portuaires, les appellations d'origine en matière de vignobles, ou l'urbanisme en matière de plans d'occupation des sols...

IV. — BUTS ET MÉTHODES

Une double action se trouve actuellement engagée aux plans national, régional et local par un nombre croissant de spécialistes des sciences de la terre, de la vie et de l'homme, pour faire valoir les points de vue de l'écologie en matière d'aménagement du territoire : action de sensibilisation tout d'abord, pour convaincre les divers échelons de la société (utilisateurs et décideurs) de la nécessité d'assurer au mieux l'intégration des aménagements aux conditions du milieu ; action opérationnelle ensuite, pour élaborer et mettre en pratique, sur des cas concrets, les méthodes et les techniques propres à réaliser l'intégration des divers aménagements à la dynamique du milieu environnant.

Sur le premier point (sensibilisation) les modes d'intervention sont infinis, fonction de la personnalité de chacun, de ses opinions personnelles, de sa situation et de son aire d'influence, et aussi du contexte économique, politique et social.

Sur le second point (action opérationnelle), les modes d'intervention se trouvant par contre déterminés par les procédures administratives ou législatives de choix et de décisions existantes aux plans local, régional ou national, et qui imposent des démarches étroitement coordonnées. Les spécialistes en écologie qui sont appelés à intervenir dans le cadre de projets ou de programmes d'aménagement se trouvent en effet soumis à des contraintes inhérentes au fonctionnement même des institutions, et qui se traduisent par des impératifs de finalité, de délais, de financement et de déroulement parfois extrêmement stricts.

Le schéma que nous donnons ici à titre indicatif (fig. 1) montre que l'intervention des spécialistes en

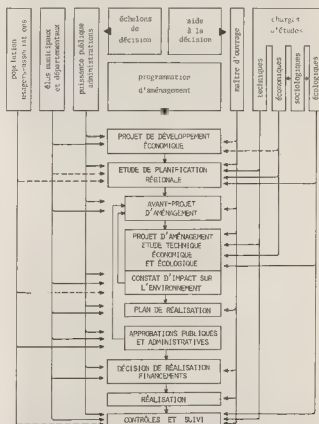


FIG. 1. — Schéma simplifié et théorique d'une programmation d'aménagement montrant les principaux moments d'intervention des échelons de décision (à gauche) et des divers spécialistes chargés d'études (à droite). La consultation des écologistes se situe à trois moments préférentiels : au stade des études de planification, au stade des études d'impact et de mise au point des projets, au stade des contrôles d'environnement.

écologie se justifie de manière préférentielle, au cours d'une programmation d'aménagement, lors des trois étapes suivantes :

- lors des études de planification, afin de déterminer les aptitudes et les contraintes du milieu en fonction d'activités potentielles (localisation des sites à aménager) ;

- lors des études de projets, pour évaluer leur impact sur l'environnement et pour orienter le plan d'aménagement vers des solutions compatibles avec les caractéristiques du site et les facteurs naturels du milieu (intégration des aménagements au milieu et au site) ;

- lors des études de contrôle et de survie du milieu aménagé, afin de déceler les nuisances, d'en détecter les causes et de préconiser les mesures nécessaires au maintien des équilibres écologiques et à l'amélioration de l'environnement (surveillance du milieu).

Ces trois types d'intervention requièrent des méthodes et des techniques d'étude différentes, qu'il conviendra d'adapter chaque fois en fonction de la dimension des programmes, de la nature des problèmes posés et des caractéristiques naturelles du milieu.

V. — LOCALISATION DES SITES À AMÉNAGER

La planification du territoire est l'opération qui consiste à déterminer sur un schéma prospectif, en fonction des besoins pressentis et des caractéristiques du milieu, le choix et la localisation des divers aménagements à prévoir : réserves de nature, bases de loisirs et stations touristiques, exploitations forestières et agricoles, extractions minières, centrales énergétiques, ports et aérodromes, grands axes de communication, zones urbaines et industrielles, ... La planification du territoire se traduit au niveau national par le Plan, au niveau régional par les Schémas directeurs d'aménagement et d'urbanisme (S.d.a.u.), les plans d'aménagement ruraux (P.a.r.) ou les

schémas d'aptitude et d'utilisation de la mer (S.a.u.m.), au niveau local par les Plans d'occupation des sols (P.o.s.), éventuellement assortis de divers autres documents à vocations particulières.

Face à la planification économique de type traditionnel — peu sensible aux aspects qualitatifs du développement et qui s'avère tout à la fois incapable d'enrayer la détérioration de l'environnement et d'assumer une gestion à long terme des ressources naturelles — s'est progressivement développée une théorie écologique de la planification.

Cette théorie, née des expériences américaines (I. McHARG, 1969 ; W.H. WHYTE, 1970 ; D. WALLACE et al., 1970), vise à limiter les transformations inconsidérées du milieu naturel par l'homme en orientant les choix d'aménagement vers des solutions aptes à valoriser les aptitudes naturelles de chaque portion du territoire.

Introduite en France par M. FALQUE (1972, 1973, 1975 b) et Th. SPRECHER (1974), en complément de divers travaux antérieurs (J. LABASSE, 1966 ; P. DUFOURNET, 1968) et des thèmes développés depuis 1964 par le Centre Aménagement et Nature (5), cette théorie subit le reproche de ne pas prendre suffisamment en compte l'adéquation de l'offre à la demande au sein du territoire, et de substituer à la rationalité économique un déterminisme écologique consistant à suivre le « plan » de la nature.

En fait, la planification écologique ne peut se substituer à la planification économique : elle lui est complémentaire (elle devrait lui être préalable) et vise seulement à faire prendre en compte dans la planification du territoire l'ensemble des données physiques et biologiques du milieu, de telle sorte que les orientations d'aménagement puissent être décidées en toute connaissance de cause, un écosystème déstructuré pouvant entraîner de graves dommages et impliquer des coûts supérieurs à ceux nécessaires à sa simple maintenance (J. DORST, 1973 ; J. TRICART, 1973 a ; FISCHER et LAPOIX, 1973).

(5) Le Centre Aménagement et Nature (organe de l'Association pour les Espaces Naturels) a notamment tenu ses VI^{es} Journées Internationales d'Etudes (Royanmout, 1973) sur « les bases écologiques de la planification et de l'aménagement ».

Les études de localisation et de choix d'aménagements peuvent être mises en œuvre à deux fins :

— soit pour déterminer les types d'activité les mieux adaptés aux différentes unités naturelles d'une région (recherche des modes d'utilisation optimales du territoire), et l'on s'attachera alors essentiellement à définir les aptitudes du milieu;

— soit pour déterminer, dans une région donnée, la localisation préférentielle d'un aménagement défini (tracé d'une autoroute, implantation d'une zone industrielle ou d'un aérodrome, délimitation d'une réserve naturelle, ...), et l'on s'appuiera alors essentiellement sur les contraintes du milieu relativement aux risques ou aux nuisances impliquées par l'aménagement.

Les modes d'approche diffèrent sensiblement suivant l'un ou l'autre de ces deux cas, mais la méthode utilisée revient toujours à établir :

1°) Un relevé des caractéristiques majeures du territoire considéré et des données écologiques pertinentes pour l'aménagement (phase d'inventaire prenant en compte les descripteurs du milieu, obtenus par exploitation des documents existants, par levés directs sur le terrain et à l'aide des techniques de photo-interprétation ou de télédétection).

2°) Une évaluation aussi objective que possible des aptitudes et des contraintes du milieu, par référence à des normes d'utilisation ou à des systèmes de valeurs (phase d'interprétation sur les degrés de résistance ou de sensibilité du milieu, par analyse multicritère et pondération des facteurs).

3°) Une confrontation entre, d'une part les aptitudes ou les contraintes du milieu, et d'autre part les implications d'aménagement (phase de choix ou de localisation préférentielle des aménagements).

Ce schéma méthodologique, bien illustré par les travaux de I. McHARG (1969), M. FALQUE (1972, 1973, 1975 b), Th. SPRECHER (1974), J. TARLET (1974), admet de nombreuses variantes. Celles-ci sont fonction de la spécificité et de la logique interne de chaque étude, des techniques utilisées (cartographie traditionnelle, traitement informatique des données et cartographie automatique), et aussi des possibilités d'intégrer plus ou moins les facteurs socio-

économiques ainsi que la dynamique évolutive du milieu.

Les meilleures voies sont, sans aucun doute, celles qui tendent à intégrer au maximum, dans un modèle commun, les données écologiques et les données socio-économiques, ce qui implique un dialogue permanent avec les divers échelons de décision administratifs et politiques — condition indispensable pour que soient adoptées les dispositions figurant au plan écologique.

VI. — INTÉGRATION DES AMÉNAGEMENTS AU MILIEU ET AU SITE

Un projet d'aménagement peut concerner aussi bien l'irrigation ou le drainage d'une zone agricole, la mise en valeur d'une réserve naturelle, la création d'un plan d'eau, l'implantation d'une centrale énergétique, d'une zone d'urbanisation ou d'une base littorale de nature et de loisirs...

Dès lors qu'un projet d'aménagement se trouve engagé (qu'il ait fait ou non l'objet d'une pré-étude de localisation écologique) il va de l'intérêt même des responsables du projet de limiter au maximum les risques ou les nuisances susceptibles de rompre l'équilibre du milieu — ce que l'on nomme « l'impact sur l'environnement » (6) (LÉOPOLD et al., 1971 ; S.C.O.P.E., 1975; FALQUE et d'OLLONE, 1976).

Et de fait, l'intervention des écologistes se trouve de plus en plus souvent requise pour, d'une part évaluer les risques et les nuisances impliquées par le projet, d'autre part rechercher des solutions aptes à éliminer ces nuisances ou à en limiter les effets les plus néfastes, et éventuellement proposer des « scénarios d'aménagement » susceptibles de valoriser l'environnement du milieu transformé.

Bien que le niveau d'approche soit ici beaucoup plus détaillé que pour les recherches de localisation, il n'en nécessite pas moins une étroite concertation

(6) Disposition prévue à l'article 2 de la loi relative à la protection de la nature

interdisciplinaire : il convient en effet d'intégrer les aménagements au milieu et au site, et donc de concilier au mieux les contraintes techniques, socio-économiques, foncières, administratives ... aussi bien que les contraintes écologiques.

Il est difficile d'établir, pour ce type d'intervention qui rentre dans la catégorie des études dites « intégrées » (FISCHER, GIRARD et al., 1975), un schéma méthodologique de référence, tant sont différents les cas, et divers les problèmes qui peuvent se présenter. On peut cependant y distinguer au moins trois phases principales :

- 1°) une analyse des éléments constitutifs et des conditions de fonctionnement du milieu existant ;
- 2°) une estimation de l'impact des aménagements prévus sur la dynamique du milieu ;
- 3°) des recommandations sur les précautions à prendre ou les erreurs à éviter.

Il s'agit en fait, pour les divers spécialistes intervenant à ce niveau, de participer à la mise au point du plan d'aménagement ou, si ce plan est déjà fixé, d'en examiner les incidences (évaluation de l'impact sur l'environnement) en formulant éventuellement des contre-propositions.

Des incompatibilités inacceptables entre les aptitudes du milieu et les aménagements prévus peuvent apparaître à ce stade. Une solution pourra alors consister à dénoncer l'inadéquation de l'avant-projet et à demander qu'il soit reconsidéré (voir schéma fig. 1).

Mais il arrive aussi que les solutions préconisées par les spécialistes en écologie permettent, non seulement de préserver la qualité de l'environnement, mais encore de réduire les coûts nécessaires à la réalisation ou la gestion des aménagements projetés. Ceci dans la mesure où les aptitudes du milieu à l'auto-organisation, à l'auto-régulation ou à l'auto-épuration peuvent être exploitées, ou encore lorsque des activités complémentaires bien adaptées au milieu peuvent être envisagées. De telles solutions, bien évidemment, ont les meilleures chances d'être retenues par les responsables du projet.

VII. — LA SURVEILLANCE DU MILIEU

La surveillance du milieu — pas plus que les problèmes de localisation ou d'intégration des aménagements — n'est l'affaire exclusive des écologistes : biochimistes, agronomes, épidémiologistes ... de même que la plupart des utilisateurs directs du milieu naturel, sont concernés par cette nécessité reconnue au niveau des pouvoirs publics et dont se préoccupent en France plusieurs ministères

Les écologistes toutefois, de par leurs spécialité même, sont particulièrement bien placés pour diagnostiquer, globalement ou spécifiquement, les degrés de nuisances affectant l'atmosphère, le sol, l'eau, et les peuplements végétaux et animaux.

L'intervention des écologistes, dans ce domaine, peut être requise à deux fins : d'une part pour contrôler et suivre les effets résultant d'une réalisation d'aménagement, d'autre part pour surveiller, à titre indicatif ou à des fins préventives, l'évolution de secteurs écologiques plus ou moins vastes.

Le premier de ces deux objectifs rentre en fait dans la suite logique — et indispensable — d'une étude d'intégration, une fois l'aménagement réalisé : il s'agit alors de s'assurer que toutes les dispositions prévues ont été correctement exécutées, et que la dynamique du milieu transformé s'oriente bien vers l'état de stabilité recherché. Il est fréquent que des conséquences imprévues se manifestent — qui peuvent n'apparaître que deux ou trois ans après les transformations — nécessitant alors des ajustements ou des corrections d'aménagement.

Le second objectif répond à une toute autre préoccupation, qui est de surveiller la stabilité ou l'évolution du milieu dans les limites d'un secteur écologique particulièrement intéressant ou particulièrement sensible à la dégradation. La méthode consistera alors à déterminer des « indicateurs » significatifs des phénomènes que l'on veut observer (disparition ou développement d'espèces végétales ou animales révélatrices, de parasites ou de maladies cryptogamiques.

taux de concentration de substances chimiques caractéristiques, effets d'érosion ou de dessiccation...), ce qui revient en quelque sorte à effectuer des « mesures » traduisant l'état de résistance ou de dégradation du milieu

Ces mesures devant être itératives, et effectuées suivant des périodicités définies, il importe de déterminer des indicateurs qui soient non seulement pertinents, mais encore faciles à identifier et à quantifier, l'intérêt d'une telle opération tenant en grande partie au choix des variables prises en compte et à la densité spatio-temporelle des données prélevées.

Si l'observation directe, *in situ*, offre certains avantages de précision et de qualité pour les opérations de petite ou moyenne envergure, elle devient par contre impraticable dès qu'il s'agit de programmes importants. Pour ceux-ci on appliquera de préférence les techniques liées à la photo-interprétation ou à la télédétection (BAUDOIN, DECAE et DEMATHIEU, 1972 ; CAZABAT et al., 1972 ; GIRARD et GIRARD, 1973, 1975), éventuellement assistées par le traitement informatique des données et par la traduction des résultats en cartographie automatique (imprimante ou table à traceur).

Cette dernière démarche, relative à la surveillance du milieu naturel, rejoint la première phase des études de localisation (voir ci-dessus p. 226 : phase d'inventaire écologique prenant en compte les descripteurs du milieu), à laquelle elle s'apparente étroitement. Elle pourrait même s'y substituer, moyennant les ajustements nécessaires — et toute question d'échelle mise à part —, dans le cadre d'un programme global qui prendrait systématiquement en compte les données écologiques pour l'aménagement du territoire.

VIII. — CONCLUSION

Si l'on peut espérer que l'aménagement du territoire se fera de plus en plus en tenant compte des données physiques, biologiques et socio-culturelles du milieu, dans le sens d'une optimisation à la fois

écologique et économique du patrimoine naturel et humain (J.P. BARDE, 1970), il ne faut pas pour autant sous-estimer les difficultés qui subsistent. Celles-ci sont essentiellement de trois ordres :

— insuffisance des structures institutionnelles permettant la prise en compte des données de milieux pour la planification et l'aménagement du territoire, particulièrement en France (M. FALQUE, 1975 a) ;

— insuffisance des moyens d'information et de communication entre responsables administratifs, usagers et spécialistes des disciplines concernées par l'aménagement (sociologues, médecins, économistes, urbanistes, ingénieurs, écologistes, agronomes et forestiers, pédologues, géomorphologues, géologues et hydrogéologues, climatologues...) pour que s'établisse le consensus indispensable à la mise au point de procédures d'aménagement véritablement élaborées ;

— insuffisance qualitative et quantitative de notre acquis en données d'inventaire sur le patrimoine naturel et humain (J.-C. FISCHER, 1972 ; FISCHER et al., 1972 ; F. LAPOIX, 1975 ; M. JURDANT, 1975) et de nos connaissances sur le fonctionnement des systèmes écologiques (V. LABEYRIE, 1972 ; M. GOUTOT, 1975)

Si les nécessités et les bases d'une approche globale du problème se trouvent maintenant bien posées, il reste encore à mettre au point les solutions permettant de traiter les données écologiques, socio-culturelles et économiques dans un même système d'équation, condition indispensable pour que s'instaure une véritable politique de gestion — et non plus seulement d'exploitation — des ressources naturelles en matière d'aménagement du territoire.

BIBLIOGRAPHIE

- BARDE (J.P.), 1970. — Ecologie et Economie. *Bull. Soc. Ecol.*, 1 (3), 159-168.
 BAUDOIN (A.), DECAE (A.), DEMATHIEU (P.), 1972. — La détection à distance à l'I.G.N. *Bull. Inf. Inst. Geogr. Nat.*, 19, 1-16.

- BECHMANN (R.) et FISCHER (J.-C.), 1974. — La démarche interdisciplinaire en écologie d'aménagement. *Aménagement et Nature*, **34**, 2-3.
- BOURGOIGNIE (G.E.) et al., 1972. — Perspectives en écologie humaine. *Edit. Univers.*, 288 p.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1976. — Analyse des systèmes écologiques. Act. 3^e Coll. *Informatique et Biosphère* (sous presse).
- CAZABAT (Ch.), DEMATHIEU (P.), DUPUIS (J.); VERGER (F.), 1972. — Le programme Fralit. Télédétection, par le satellite ERTS-A, du littoral océanique de la France. *Bull. Inf. Inst. Geogr. Nat.*, **19**, 17-24.
- DORST (J.), 1965. — 2^e édit. 1970, 3^e édit. 1971. Avant que nature meure. *Delachaux et Niestlé édit.*, 538 p.
- DORST (J.), 1965. — 2^e édit. 1970. La nature dénaturée. *Delachaux et Niestlé édit.*, 188 p.
- DORST (J.), 1973. — Le prix de la nature. *Aménagement et Nature*, **29**, 1-4.
- DUCCLOS (G.), 1973. — Appréciation de l'aptitude à la mise en valeur des sols de Provence. *L'Irrigant*, **60**, 16-32.
- DUFOURNET (P.), 1968. — Les plans d'organisation de l'espace. *Centre Rech. Urbanisme, Paris*, 3 vol., 398 p.
- FALQUE (M.), 1972. — Pour une planification écologique. *Options méditerranée*, **13**, 111-121.
- FALQUE (M.), 1973. — Inventorier le capital. *Aménagement et Nature*, **29**, 22-27.
- FALQUE (M.), 1975a. — De quelques conséquences juridiques, économiques et institutionnelles de la planification. *Aménagement et Nature*, **36**, 24-26.
- FAIQUE (M.), 1975b. — La planification écologique : méthode d'intégration des données du milieu en matière d'aménagement de l'espace. In : *Etude et cartographie intégrées du milieu naturel pour la planification et l'aménagement du territoire. Publ. Informatique et Biosphère, Paris* (sous presse).
- FALQUE (M.), FISCHER (J.-C.), GUILLEN (J.), WANERT (F.), 1974. — Note de méthodologie géologique dans le cadre d'une étude de planification écologique. *Rev. Géogr. Phys. et Géol. Dynam.*, **XVI** (5), 459-464.
- FALQUE (M.), et d'OLLONE (D.), 1976. — Une méthode pour évaluer l'impact d'un aménagement sur l'environnement. *Le Moniteur*, 6 mars 1976, p. 13-17.
- FALQUE (M.), PORTIER, DUCLOS (G.), 1973. — Pédologie et planification écologiques. *L'Irrigant*, **60**, 1-15.
- FISCHER (J.-C.), 1972. — Les principaux inventaires de l'environnement : difficultés et nécessités d'unification. *Aménagement et Nature*, **26**, 15-20.
- FISCHER (J.-C.), GIRARD (C.-M.), BORDES (G.), DUSSART (B.), ROSSETTI (Ch.), 1975. — Systèmes socio-écologiques et aménagement intégré. Principes méthodologiques et opérationnels. In : *Etude et cartographie intégrée du milieu naturel pour la planification et l'aménagement du territoire. Publ. Informatique et Biosphère, Paris* (sous presse).
- FISCHER (J.-C.), JOVET (P.), LAPOIX (F.), PUJOL (R.), RAYNAL (J.), TERRASSON (F.), 1972. — L'inventaire des sites naturels : pourquoi et comment ? *Aménagement et Nature*, **26**, 3-6.
- FISCHER (J.-C.) et LAPOIX (F.), 1973. — La valeur des espèces biologiques. *Aménagement et Nature*, **30**, 14-18.
- GIRARD (M.-C.) et GIRARD (C.-M.), 1973. — Interprétation des photographies-ballon. Comparaison avec les petites régions agricoles. *Bull. Soc. Fr. Photogrammétrie*, **52**, 23-36.
- GIRARD (C.-M.) et GIRARD (M.-C.), 1975. — Application de la télédétection à l'étude de la biosphère. *Masson Paris*, 186 p.
- GOUNOT (M.), 1975. — Modèles d'écosystèmes et politique d'aménagement. Act. 2^e Coll. *Informatique et Biosphère, Paris*, 17-31.
- HEIM (R.), 1952. — Destruction et protection de la nature. *Colin, Paris*.
- HEIM (R.), 1973. — L'angoisse de l'an 2000. *Edit. Fondat. Singer-Polignac*, 398 p.
- JURDANT (M.), 1975. — Inventaire écologique du territoire du Québec. In : *Etude et cartographie intégrées du milieu naturel pour la planification et l'aménagement du territoire. Publ. Informatique et Biosphère, Paris* (sous presse).
- LABASSE (J.), 1966. — L'organisation de l'espace. Eléments de géographie volontaire. *Hermann édit., Paris*, 605 p.
- LABEYRIE (V.), 1972. — Modèles écologiques et aménagement de l'espace. *Experientia, Bâle*, **28**, 616-622.
- LAPOIX (F.), 1975. — Les inventaires biologiques. *Aménagement et Nature*, **36**, 8-9.
- LEOPOLD (I.B.), CLARKE (F.E.), HANSHAW (B.B.) et al., 1971. — A procedure for evaluating environmental impact. *U. S. Geol. Surv. Circ., Washington*, **645**, 13 p.
- LONG (G.), 1974. — Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. I. Principes généraux et méthodes. *Masson édit., Paris*, 252 p.
- LUCAS (A.), 1973. — Une échelle de cotation des milieux naturels. *Penn ar Bed*, **9** (72), 1-5.

- McHARG (I.), 1971. — Design with Nature. *Am. Mus. Nat. Hist., New York*, 197 p.
- McLOUGHLIN (J.B.), 1972. — Planification urbaine et régionale. Une approche par analyse de système. *Dunod édit., Paris*, 329 p.
- MEADOWS (D.H.), MEADOWS (D.L.), RANGERS (J.), BEHRENS (W.W.), 1972. — The limits of Growth. *Univ. Book, New York*.
- MONTGOLFIER (J. de), HUMBERT (L.), FISCHER (J.-C.), 1975. — Analyse de système et gestion des milieux naturels. *Aménagement et Nature*, **36**, 16-20.
- ODUM (E.P.), 1969. — Strategy of ecosystem development. *Science, Washington*, **164**, 262-270.
- ODUM (H.T.), 1971. — Environment, power and society. *Wiley edit., New York*, 331 p.
- RUSHWURM (L.A.), SOMMERVILLE (E.), 1974. — Man's natural environment. *Duxbury Press, Mass.*, 334 p.
- SAINT-MARC (Ph.), 1971. — Socialisation de la nature. *Stock édit., Paris*, 380 p.
- S.C.O.P.E., 1975. — Environmental Impact Assessment : principles and procedures. *Toronto*, 160 p.
- SPRECHER (Th.), 1974. — La planification écologique. La recherche et la pratique. *Metropolis*, **7**, 24-29.
- TARLET (J.), 1974. — L'étude de Toulon-ouest. *Metropolis*, **7**, 35-41.
- TARLET (J.) et WALLEIX (F.), 1972. — Un cas d'application de la planification écologique. L'étude de Toulon-ouest. *L'Irrigant*, **59**, 23-52.
- TRICART (J.), 1972. — La terre planète vivante. *Presses Univ. France*, 183 p.
- TRICART (J.), 1973a. — Le coût de l'ignorance. *Aménagement et Nature*, **29**, 14-18.
- TRICART (J.), 1973b. — La géomorphologie dans les études intégrées d'aménagement du milieu naturel. *Ann. Géogr.*, **82**, 421-453.
- WALLACE (D.A.), 1970. — Metropolitan open space and natural process. *Univ. Pennsylvania Press*.
- WHYTE (W.H.), 1968. — Last landscape. *Doubleday édit., New York*.

RÉSUMÉS DE THÈSES

Nicole LAIR. — Rôle du zooplancton dans les réseaux trophiques de deux lacs du Massif Central français.

Thèse d'Etat présentée à l'Université de Clermont-Ferrand le 24 octobre 1975.

Cette étude concerne deux petits lacs circulaires d'origine volcanique. Le lac de Tazenat (altitude 630 m, surface 31 ha, profondeur 68 m), monomictique chaud, est essentiellement alimenté par les eaux de pluie, alors que le lac Pavin (altitude 1198 m, surface 44 ha, profondeur 98 m) dimictique, méromictique, soumis à un climat plus rude est alimenté par des sources.

La première partie du travail est consacrée à l'étude classique des facteurs abiotiques : les eaux sont peu minéralisées et elles contiennent de faibles teneurs en éléments nutritifs. Dans le lac de Tazenat, les teneurs moyennes en azote dissous varient au cours de l'année de 1,3 à 8,8 $\mu\text{g/l}$, celles de l'azote particulé de 18,2 à 201,4 $\mu\text{g/l}$, celles du phosphore particulé varient de 2,9 à 7,2 $\mu\text{g/l}$ et sont du même ordre de grandeur que les teneurs en phosphore dissous. Dans le lac Pavin, les teneurs moyennes en azote dissous organique varient de 4 à 293 $\mu\text{g/l}$ et les teneurs en nitrates varient de 23 à 262 $\mu\text{g/l}$, celles de l'azote particulé varient de 44,9 à 153,2 $\mu\text{g/l}$. Les orthophosphates sont à l'état de traces et les teneurs en phosphore particulé varient de 0 à 187,7 $\mu\text{g/l}$. A la faveur des deux types de recyclage du phosphore et de l'azote qui ont lieu à des échelles de temps différentes, l'un dans la zone pélagique (lié à la transformation bactérienne des produits libérés), l'autre au niveau du sédiment (lié au brassage), les éléments nutritifs sont redistribués dans l'eau des lacs. Dans le lac de Tazenat, azote et phosphore sont en petites quantités, les teneurs varient peu et, en période d'homothermie, le recyclage est insignifiant. Dans le lac Pavin, un recyclage rapide de l'azote se produit au moment du maximum de développement des Cladocères et favorise la deuxième poussée phytoplanctonique. Par contre, dans ce lac, le phosphore est un facteur limitant un développement plus important de la biomasse algale ; sa teneur varie d'une année à l'autre et il est probable que l'apparition des fleurs d'eau est liée

aux fluctuations climatiques (hiver rude et neige abondante contribuent à augmenter les quantités de phosphore qui sont régulièrement piégées dans le monimilnion). Dans le lac de Tazenat, c'est la silice qui peut jouer le rôle de facteur limitant : sa diminution (à la suite du premier développement des populations de Diatomées) entraîne une baisse de la quantité d'Algues vivantes. Contrairement au lac de Tazenat, le lac Pavin est riche en SiO_2 (teneurs respectives moyennes : 0,8 à 3 mg/l et 13 à 21 mg/l).

La chemocline du lac Pavin (située à — 70 m lorsqu'elle a été signalée) a oscillé en l'espace de 4 ans : remontée jusqu'à — 53 m, elle est redescendue à — 60 m ; les fluctuations de cette couche sont à surveiller dans les années à venir.

Les deux lacs contiennent d'importantes quantités de pigments par rapport à la chlorophylle active. Les teneurs moyennes en chlorophylle a varient de 0,84 à 3,76 $\mu\text{g/l}$ dans le lac de Tazenat, et de 1,44 à 5,60 $\mu\text{g/l}$ dans le lac Pavin. Dans le lac de Tazenat, il y a une corrélation entre chlorophylle active et biomasse algale ; ce n'est pas le cas dans le lac Pavin. Dans la couche superficielle de ce dernier, plus transparent que le Tazenat, la phase lumineuse de la photo-synthèse s'effectue, mais la phase obscure est bloquée ; en profondeur, le phénomène inverse se produit, ainsi, la photosynthèse a lieu entre deux points de compensation : l'un concerne la phase lumineuse, l'autre la phase obscure.

Dans le lac de Tazenat, les Algues s'accumulent au niveau du métalimnion jusqu'à la fin de la période de stagnation. La quantité de chlorophylle mesurée à ce niveau (maximum 10,40 $\mu\text{g/l}$) correspond à des Algues non photosynthétisantes : cela a pour effets, d'une part, d'absorber la lumière, d'autre part, de favoriser l'augmentation de la biomasse des Bactéries (déficit en oxygène) et d'attirer les animaux herbivores et détritivores ainsi que leurs prédateurs. Dans le lac Pavin, la distribution de la chlorophylle est très différente ; en effet la zone trophogène est beaucoup plus épaisse et au fur et à mesure que s'accroît la thermocline, les Algues s'accumulent jusqu'à - 40 m de profondeur.

Le lac de Tazenat est à un stade plus oligotrophe que le lac Pavin.

La deuxième partie du travail est consacrée à l'étude dynamique du zooplancton : l'hélioplancton est très peu développé, Copépodes et Cladocères constituent l'essentiel du limnoplankton. En raison de la dimension des lacs, l'emploi d'un Clarke-Bumpus est pratiquement impossible. Un filet Juday dont la partie filtrante a un vide de maille de 88μ est utilisé par traits verticaux 0 m - fond (Tazenat) et 0 - 60 m (Pavin). Sa capacité de filtration, comparée à celle d'une pompe à plancton (munie de filets à mailles identiques et utilisée pour une étude complémentaire) est faible; un coefficient de correction, après étalonnage des 2 appareils par rapport à une bouteille fermante, est appliqué aux résultats. Un examen statistique des données recueillies en différentes stations des 2 lacs montre que le point central situé au-dessus de la profondeur maximale est représentatif. Les erreurs de fractionnement et de comptages ne dépassent pas 5 %.

Le Calanide *Acanthodiaptomus denticornis* a récemment disparu du lac de Tazenat; dans le lac Pavin, il est pluriacmique, les générations estivales se développent bien, mais les générations automnales sont interrompues en majorité aux stades naupliens qui n'ont pas trouvé en été une nourriture convenable. En l'absence d'œufs de durée, cette espèce, considérée comme relique glaciaire, se comporte comme dans la partie la plus au sud de son aire de répartition. Le Cyclope *Cyclops abyssorum prealpinus* a un cycle de développement habituellement marqué par la fréquence des diapauses aussi bien dans les régions nord européennes que plus au sud. Dans le lac Tazenat, l'espèce est pluriacmique, les générations les plus importantes se développent d'avril à juillet. Les copépodites (4) et 5, issus des générations automnales passent l'hiver près du fond et ils remontent en surface en mars pour donner des adultes; cette réduction d'activité peut être induite par le déficit en O_2 des derniers mètres de l'hypolimnion. Dans le lac Pavin, un stock d'adultes se maintient en quantité importante une grande partie de l'année; l'espèce est également pluriacmique; la période de ponte principale se situe en automne; les nauplii mettent tout l'hiver pour atteindre le stade n6 et ils muent en copépodites à partir de mars. Le peuplement en Cladocères est très différent dans les deux lacs. Au Tazenat, vit une petite espèce cosmopolite (*Bosmina longirostris*) qui a régressé en nombre en l'espace de 3 ans; il en est de même pour *Daphnia longispina*. L'évolution du peuplement en Cladocères est marquée par l'augmentation en nombre du détritivore *Diaphanosoma brachyurum* et par l'apparition, dans le secteur pélagique de *Chydorus sphaericus* (apparition liée à l'augmentation de turbidité des

eaux du lac). Au Pavin, vivent une espèce pérenne (*Daphnia longispina*) et deux espèces estivales (*Ceriodaphnia quadrangula* et *Polyphemus pediculus*). En bref, le lac de Tazenat abrite en majorité des espèces carnivores à détritivores alors que dans le lac Pavin, dominent les espèces herbivores.

Connaissant les biotopes et leurs biocénoses, notre but était de connaître la capacité de production des deux lacs, et d'essayer de comprendre les mécanismes permettant aux réseaux trophiques de se perpétuer. Après une première estimation de la biomasse, exprimée en poids sec à $105^\circ C$, la méthode indirecte de mesure, basée sur la relation mathématique qui existe entre la longueur et le poids corporel, a été adoptée. Il n'y a pas de différence significative dans les résultats de calcul de production ou de biomasse, effectués, d'une part, en tenant compte des variations mensuelles de taille des individus de chaque stade, d'autre part, avec les valeurs moyennes obtenues sur un échantillon constitué par le mélange de l'ensemble des prises d'une année, (ces dernières valeurs sont obtenues sur un plus grand nombre d'individus pour tous les stades, et sont mieux indiquées pour nos lacs stratifiés dont la température moyenne est basse). Le *Cyclops abyssorum prealpinus* a une taille comparable dans les deux biotopes, ce n'est pas le cas d'*Acanthodiaptomus denticornis* (dont certaines générations étaient plus grandes au lac de Tazenat); cela implique que, dans une aire géographique limitée, il peut y avoir d'importantes variations de taille pour une même espèce répartie dans des milieux voisins. Dans le lac de Tazenat, la biomasse est très faible en période hivernale (minimum = 143 mg/m^3 en février 1973) et atteint $14 \times 10^3 \text{ mg/m}^3$ de poids frais (juillet 1972). Dans le lac Pavin, la densité de matériel vivant demeure assez constante toute l'année : elle est près de 4 fois plus importante que dans le lac de Tazenat (minimum = 2437 mg/m^3 en février 1973 - maximum = $20 \times 10^3 \text{ mg/m}^3$ en octobre 1973).

Le problème principal des calculs de production est la mesure du temps de développement. D'une part, les élevages menés en laboratoire ne m'ont pas permis de suivre le développement sans interruption d'une même population depuis le stade œuf, jusqu'au stade adulte : en effet, la mortalité est trop importante chez ces espèces prélevées en milieu oligotrophe et froid (où la durée moyenne de vie est longue). D'autre part, les données de la littérature rendent compte des difficultés rencontrées dans ce domaine et de l'approximation des résultats obtenus en élevage. Il était donc indispensable d'avoir recours à une méthode indirecte, d'autant plus que le rôle du facteur trophique et celui du facteur thermique est beaucoup plus complexe dans la nature que dans les conditions de laboratoire. Les résultats calculés par extrapolation des courbes proposées par

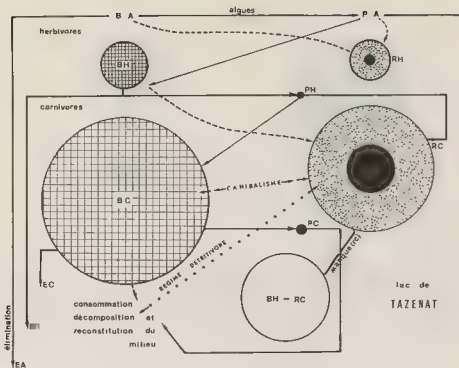


FIG. 1. — Analyse des réseaux trophiques du lac de Tazenat.

ABBREVIATIONS DES FIGURES 1 A 3

BA — biomasse algale.
 PA — production algale.
 BH — biomasse herbivores.
 RH — ration alimentaire herbivores (minimale, maximale).
 PH — production herbivores.
 BC — biomasse carnivores.

RC — ration alimentaire carnivores (minimale, maximale)
 PC — production carnivores.
 EC — élimination par les carnivores.
 EH — élimination par les herbivores.
 EA — élimination par les algues.
 SBH = surplus biomasse herbivores.

Sushkina E.A. s'étant avérés peu approchés de ceux estimés en milieu naturel, j'ai adopté la méthode graphique de Comita qui calcule le temps de développement de chaque stade à partir des données obtenues sur des échantillonnages fréquents de plancton prélevé *in situ*. Dans le lac Pavin, *Cyclops abyssorum* a un cycle de développement beaucoup plus long que dans le lac de Tazenat (respectivement 152 et 61 jours). Pour atteindre le stade adulte, *Acanthodiaptomus denticornis* met en moyenne 5 mois, et vit encore de 6 à 8 mois. Pour déterminer la durée de développement des Cladocères, j'ai fractionné les échantillons par classe de taille et calculé leur durée de vie avec la méthode de COMITA; pour les individus matures, qui continuent de croître, j'ai appliqué la formule indiquée par Hillbricht-Ilkowska A. et Weglenska T. La production a été calculée par la méthode de Winberg, codifiée dans le P.B.I. et basée sur l'accroissement de poids de l'individu pendant la durée de sa vie. Les résultats obtenus sont les suivants :

— Dans le lac de Tazenat, la production journalière des Crustacés atteint un maximum de 1265 mg/m³ (juillet 1972); elle est beaucoup plus faible en dehors de la période estivale (minimum 7 mg/m³ en mars 1972). Cette production est essentiellement due à *Cyclops abyssorum*.

— Dans le lac Pavin, la production journalière des Crustacés atteint un maximum de 1013 mg/m³ (juillet 1973) et elle se maintient autour de 500 mg/m³ durant la période de stagnation. La plus grande part de la production est due à *Cyclops abyssorum* et à *Daphnia longispina* (la production des *Polyphemus pediculus* est extrêmement faible : maximum 0,7 mg/m³). La production annuelle atteint 70 mg/m³ dans le lac de Tazenat (soit 896 tonnes/an) et 115 g/m³ dans le lac Pavin (soit 2114 tonnes/an dans le mixolimnion).

Dans le lac de Tazenat, il y a une corrélation positive entre la teneur en chlorophylle totale et la biomasse

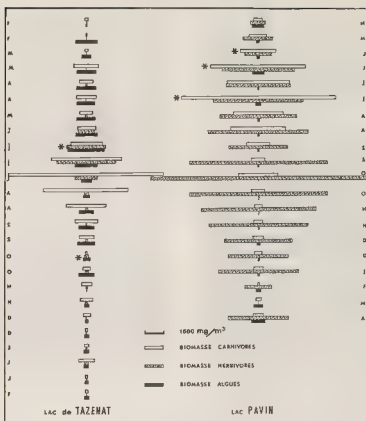


FIG. 3 — Variations temporelles des pyramides des biomasses dans les lacs de Tazenat et Pavin. Dans le lac de Tazenat seules 2 pyramides BH-BC sont conformes à la théorie d'ELTON. Dans le lac Pavin le phénomène est inverse.

et pour survivre, il lui reste deux possibilités, le cannibalisme ou l'adoption d'un régime détritivore

Dans le lac Pavin, la biomasse algale correspond à une fraction minime de la quantité de nourriture nécessaire pour alimenter les phytophages qui s'y développent normalement, car la production est forte. La biomasse des carnivores est généralement inférieure à celle des herbivores et la ration journalière des carnivores (qui est supérieure à la production des herbivores) est assurée par la biomasse des herbivores, dont le surplus peut être utilisé par le niveau tertiaire. Dans ce lac, les populations algales sont variées et ingestibles pour la plupart. La biomasse des herbivores représente en moyenne 72 % de la biomasse des carnivores. Ces derniers puisent leur nourriture au niveau trophique inférieur qui n'est pas utilisé en totalité : il reste un stock annuel aux 2/3 de la biomasse des herbivores ; ces derniers constituent une source importante de nourriture pour le necton. Dans ce lac également la préda-

tion est importante, mais elle ne contribue pas à détruire l'équilibre trophique du lac Pavin. Sa stabilité est caractérisée par la régulation, d'année physique en année physique, de la tendance au changement des réseaux trophiques.

Les résultats obtenus démontrent que les Copépodes et les Cladocères constituent, en milieu oligotrophe, le chaînon principal entre la production primaire et les niveaux non planctoniques des réseaux alimentaires d'un écosystème d'eau douce stagnante. Ce sont les herbivores qui jouent le rôle clé dans le lac Pavin, alors que dans le lac Tazenat (dont les réseaux trophiques sont actuellement déséquilibrés) ce sont les carnivores.

L'action anthropique directe a contribué au déséquilibre des réseaux trophiques du lac de Tazenat. Il est important que le capital nourriture, disponible au niveau tertiaire du lac Pavin ne soit pas entamé par une surexploitation piscicole non contrôlée.

Roger FONS. — Contribution à la connaissance de la *Pachyure étrusque* *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Mammifère soricidae). Thèse de Doctorat d'Université soutenue à Paris le 30 avril 1975. (Jury : P. DRACH, M. LAMOTTE, Ph. DREUX, F. BOURLIÈRE, M. C. SAINT GIRONS, R. AGID).

Le caractère primitif des micro-insectivores à bien souvent retenu l'attention des zoologistes, et durant ces vingt dernières années, de nombreux chercheurs se sont particulièrement penchés sur l'étude de la reproduction et de l'éthologie des Muraraignes, montrant ainsi l'intérêt croissant, suscité par la biologie de ces animaux. De nombreux résultats sont acquis, mais beaucoup de questions concernant la « vie » des Soricidae demeurent non résolues, ou n'ont été qu'effleurées. Ceci est particulièrement vrai pour la *Pachyure étrusque*, le plus petit mammifère connu (poids de l'adulte = 2 g environ) dont on ne connaissait pratiquement rien voici seulement quelques années, tant dans la nature qu'en captivité. Sa petite taille, son extrême agilité et une répartition localisée et mal connue, ne permettent pas d'observer *Suncus etruscus* sur le terrain. Cette espèce n'a été que très rarement élevée au laboratoire jusqu'à présent. Son thigmotactisme très aigu a nécessité la

mise au point d'une technique d'élevage appropriée, qui a permis d'obtenir outre des renseignements sur la biologie de la reproduction et la croissance, des données concernant l'éthologie, le changement saisonnier du pelage, le rythme circadien de l'activité locomotrice spontanée, et le métabolisme énergétique. Enfin une technique de capture bien au point, nous a permis de connaître quelques aspects de son écologie et de confirmer les résultats obtenus au laboratoire. Le nombre relativement important de spécimens a autorisé une étude biométrique concernant les dimensions corporelles et crâniennes d'une population des Albères (Pyrénées-Orientales).

I. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Une mise au point des données des divers auteurs concernant l'aire de répartition de *Suncus etruscus* en Europe, au Moyen Orient et en Afrique a été effectuée. Pour la France, lorsque l'on étudie la carte de répartition de la *Pachyure étrusque*, on est frappé par la similitude de l'aire de répartition de ce Mammifère et celle du Chêne vert (Fig 1). Dans les deux cas, l'on constate la présence plus abondante autour du bassin méditerranéen, les mêmes poussées vers le nord par le Couloir Rhodanien et vers l'ouest, par les Charentes. Certes, *Suncus etrus-*

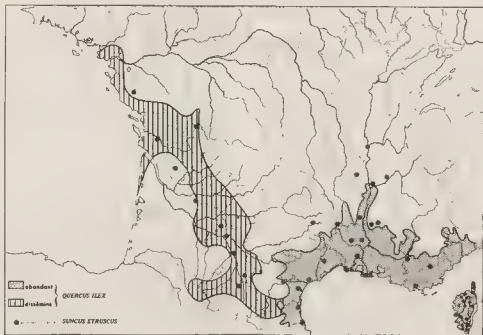


FIG. 1. — Répartition en France de *Suncus etruscus*, et du Chêne vert *Quercus ilex*

cus ne recherche ni n'est inféodé à la présence de *Quercus ilex*; toutefois il semble que la Pachyure et le Chêne vert aient les mêmes exigences d'ordre climatique.

II. — ECOLOGIE

Pendant cinq années, de nombreux biotopes furent systématiquement prospectés dans la région de Banyuls-sur-Mer, depuis les replats des falaises littorales schisteuses jusqu'aux crêtes les plus élevées (500-600 m). Cinq biotopes apparemment dissemblables ont été choisis et suivis quotidiennement. La frange littorale aride et particulièrement dénudée, ainsi que les landes à Cistes, Lavandes, Calycotomes et Ulex qui la bordent immédiatement, n'ont fourni aucun *Suncus etruscus*. Il en a été de même dans les pelouses à *Brachypodium* des crêtes, soumises à l'action quasi permanente du vent. La zone dans laquelle se situent les stations expérimentales, est caractérisée par des chaînes de collines escarpées et relativement élevées, se prolongeant jusqu'à la mer. Les flancs sont le plus habituellement occupés par des vignobles exploités ou abandonnés, avec çà et là de petits bosquets de Chênes verts, de Chênes-lièges, et quelques olivettes. Les terrasses de cultures abandonnées sont

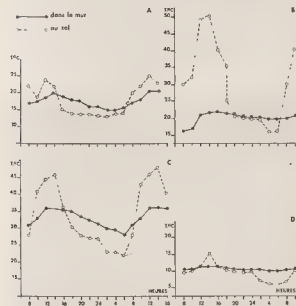


FIG. 2. — Conditions thermiques régnant dans un muret, et à 5 centimètres du sol. Les relevés ont été effectués dans une station expérimentale pendant 1970. A. — du 5 au 6 mai; B. — du 4 au 5 juin; C. — du 5 au 6 septembre; D. — du 7 au 8 novembre. Les pierres des murets par leur inertie thermique liée à leur structure, leur épaisseur et l'amassement, jouent un rôle tampon en atténuant l'amplitude thermique.

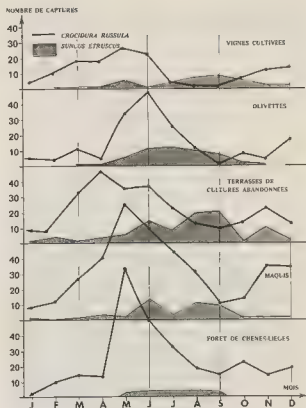


FIG. 3. — Représentation graphique et comparaison du nombre de captures de *Suncus etruscus* et de *Crocidura russula* dans les mêmes biotopes pendant cinq années consécutives. Il apparaît clairement que *C. russula* est nettement plus abondante dans tous ces biotopes. De plus, *S. etruscus*, qui affecte plus particulièrement les terrasses de cultures abandonnées, n'occupe pratiquement pas le sous-bois de la forêt de Chênes-lièges.

reconquises, dans un laps de temps plus ou moins long, par une végétation xérophile typiquement méditerranéenne, constituant le maquis. Ces biotopes ont tous été modelés par l'homme, et leur disparité actuelle est en liaison avec l'ancienneté de l'abandon des cultures, l'association climatique tendant à se reconstituer. Il demeure toutefois un facteur commun lié à l'empreinte humaine, la présence dans tous ces milieux de murets plus ou moins conservés.

Plus de 150 000 «nuits pièges» ont montré les biotopes préférentiels de *Suncus etruscus*. Etroitement inféodée aux murets ou aux tas de cailloux, la Pachyure étrusque n'est toutefois pas très commune en sous-bois de chênes-lièges ou dans les vignes cultivées, (Fig. 2 et 3). Elle occupe de préférence les terrasses de cultures abandonnées. Il est possible qu'au cours des saisons, des fluctuations de population se manifestent dans le maquis

et l'olivette; le nombre de captures peut même y surpasser celui des terrasses abandonnées (Fig. 4 et 5).

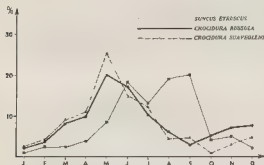


FIG. 4. — Répartition mensuelle en pourcentage, du nombre de captures pendant l'année, des trois espèces de Soricidae piégés à Banyuls-sur-Mer de 1968 à 1972. Les résultats des cinq années, pour tous les biotopes, sont cumulés. Pour *C. russula* et *C. suaveolens*, l'allure des courbes est très semblable, avec un pic maximum de prises situé en avril-mai. Chez *S. etruscus*, ce pic apparaît seulement en juin. Pour ces trois espèces, cette augmentation correspond à la période de reproduction, qui étant avancée d'un mois environ chez les deux *Crocidura*, explique le décalage des pics. La diminution des captures correspond à la disparition des vieux adultes séniles. Toutefois, l'augmentation des captures de Pachyures, très nette en mai-juin, se stabilise en été. C'est à partir du mois de septembre (fin de la saison de reproduction) que les captures diminuent considérablement pour ne plus augmenter en hiver. Chez les *Crocidura*, au contraire, il n'est pas impossible qu'une deuxième saison de reproduction (jeunes de l'année), intervienne à partir de septembre, selon des années favorables, et explique la légère augmentation des captures de septembre à décembre.

III. — BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION — DURÉE DE VIE

En ce qui concerne la Biologie de la reproduction, les données dans la nature étaient pratiquement inexistantes et se bornaient à la capture fortuite en Charente d'une femelle gestante portant cinq embryons. C'est seulement en 1970 qu'une femelle capturée gestante en Camargue, à mis bas dans un Laboratoire Suisse une portée de deux jeunes mort-nés. Maintenu par la suite en captivité, elle s'est reproduite à quatre reprises.

Cinq années de piégeage, et un élevage intensif au laboratoire ont permis d'obtenir, puis de comparer certaines données concernant la biologie de la reproduction de *Suncus etruscus* dans la nature comme en captivité. La Musaraigne étrusque est une espèce polyoestrienne à reproduction saisonnière. Dans la nature et en captivité, l'activité sexuelle débute en mars-avril et se termine en septembre-octobre selon les années. La maturité sexuelle est tardive. Aucun animal ne s'est reproduit au cours de sa première année de vie. 234 *Suncus etruscus* des deux sexes ont été capturés. Quatorze femelles se sont repro-

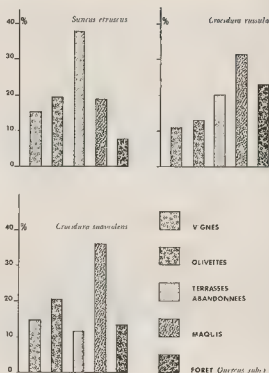


FIG. 5. — Comparaison du pourcentage et répartition du nombre des captures de *Suncus etruscus*, *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens* dans cinq biotopes caractéristiques de la région de Banyuls-sur-Mer, suivis de 1968 à 1972.

duites en captivité (certaines d'entre elles appartenant à la troisième génération) 45 portées ont fourni un total de 169 nouveau-nés. Un maximum de six portées successives a été obtenu pour la même femelle. Ce nombre est le maximum pour cette espèce puisqu'il couvre toute la période présumée d'activité sexuelle, les animaux captifs bénéficiant des conditions optimales de nourriture et de promiscuité sexuelle permanente. L'élevage continue, et en 1974, la troisième génération est née. Le nombre de nouveau-nés par portée varie de 2 à 5; le chiffre moyen est légèrement inférieur à quatre (3,87). Le sex-ratio des nouveau-nés est comparable à celui des populations d'adultes suivies dans la nature, et montre une légère prédominance des mâles. La durée de la gestation est comprise le plus souvent entre 27 et 28 jours. La femelle peut présenter un oestrus post-partum, et il n'est pas rare de voir une femelle gestante, allaitant une portée précédente. L'augmentation de poids de la femelle gestante n'est apparent qu'à partir du 12^{me} au 15^{me} jour. Le poids atteint avant la parturition étant de 3,50 g environ. Les nouveau-nés pèsent approximativement 0,20 g. Dépourvus de poils, aveugles, les oreil-

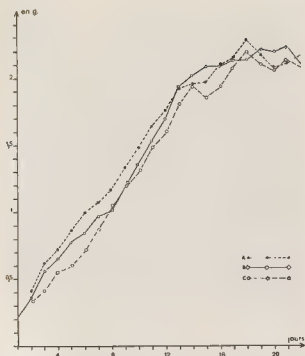


Fig. 6. — Croissance pondérale, depuis la naissance jusqu'au 22^e jour, de trois *Suncus etruscus* nouveau-nés, provenant respectivement d'une portée comprenant :

- A, 2 jeunes,
B, 4 jeunes,
C, 5 jeunes.

En abscisses les jours post-embryonnaires ; en ordonnées les poids en grammes.

les rudimentaires et obstruées, les lèvres et les doigts partiellement soudés, incapables de marcher, ils sont nidicoles et dépendent entièrement de leur mère.

L'ouverture du conduit auditif apparaît entre le 9^{me} et le 10^{me} jour, en même temps que les premiers essais de formation en «caravane». Les yeux sont fonctionnels entre le 12^{me} et le 13^{me} jour. Le sevrage intervient entre le 19^{me} et le 21^{me} jour. Les jeunes ont alors pratiquement atteint leur taille d'adulte (fig. 6 et 7).

La longévité potentielle de *Suncus etruscus* en captivité a atteint 26 à 27 mois.

IV. — RÉPERTOIRE COMPORTEMENTAL RÉGIME ALIMENTAIRE

Suncus etruscus est une espèce qui a été jusqu'à présent très peu élevée et observée. La réussite de l'élevage, les possibilités d'observations idéales offertes par l'emploi de nids de plâtre vitrés sur le devant, ont permis l'éta-

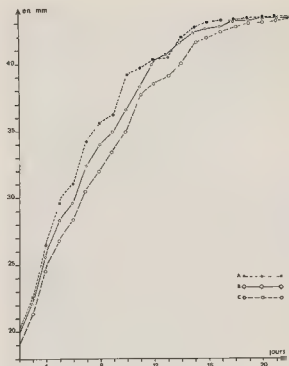


Fig. 7. — Croissance staturale de la tête + corps, depuis la naissance jusqu'au 22^e jour, de trois *Suncus etruscus* provenant respectivement d'une portée comprenant :

- A, 2 jeunes,
B, 4 jeunes,
C, 5 jeunes.

En abscisses, les jours post-embryonnaires ; en ordonnées les tailles en millimètres.

blissement d'un répertoire comportemental qui quoique incomplet, a montré plusieurs schémas de comportement. En dehors du comportement sexuel peu différent de celui des autres Soricidae, les données les plus intéressantes concernent l'alimentation et la vie sociale de la *Pachyure etrusque*. Il est très difficile de connaître la nourriture de *Suncus etruscus* dans la nature, l'analyse des contenus stomacaux n'apportant pour l'instant aucune donnée positive. De nombreux Invertébrés récoltés dans leur milieu d'origine, ont été présentés aux Musaraignes captives. Différents critères de choix des diverses proies ont pu ainsi être étudiés expérimentalement. *Suncus etruscus* consomme toute nourriture d'origine animale, à l'exception de certaines espèces :
— protégées chimiquement (Iule, *Graphosoma*...) — trop fortement chitinisées (divers coléoptères Ténébrionides (*Blaps*, *Scaurus*...))
— dépassant une certaine taille (gros orthoptères etc...)

Les animaux captifs ont montré une grande tolérance entre eux pendant la saison de reproduction. Pendant

la période de repos sexuel, toutefois, l'intolérance apparaît et se manifeste chez les deux sexes. Après un nombre de combats plus ou moins grands, il y a cohabitation. Chez un couple formé, l'attraction sociale est assez forte pour maintenir les adultes et les jeunes de différentes portées successives dans le nid commun.

V. — CHANGEMENT SAISONNIER DU PELAGE

Le changement périodique du pelage des Mammifères adultes est un phénomène saisonnier plus ou moins régulier. On pourrait croire, en pensant aux contrastes de colorations offertes par les pelages d'été et d'hiver de certains Carnivores et Lagomorphes, que l'étude de ce phénomène n'offre pas de grandes difficultés. En fait, la mue n'a été étudiée avec précision que chez de tels animaux, et une différence aussi nette entre les colorations saisonnières est exceptionnelle. En ce qui concerne les Soricidae, les documents portant sur le déroulement topographique de la mue se rapportent presque exclusivement aux représentants de la sous-famille des Soricinae (*Sorex*, *Neomys*, *Blarina*). Chez les Crocidurinae, un seul travail traite succinctement de la mue de *Crocidura cassiteridum*.

Par observation dans la nature et élevage au laboratoire, nous avons étudié la période, le déroulement et la durée de la mue de la *Pachyure* étrusque. Il existe au

moins deux mues saisonnières dont le déroulement topographique est de sens opposé :

— Une en automne, de type céphalo-ventral, de direction principale postéro-anérieure;

— une seconde au printemps dont la direction est antéro-postérieure de type caudo-dorsal.

De plus certaines Musaraignes étrusques de l'un ou de l'autre sexe, capturées en juillet-août, ou bien en captivité, d'août en février, présentent un pelage d'aspect humide et grasieux de vieux adultes correspondant au changement de pelage diffus caractéristique, chez la plupart des micromammifères, des mues séniles (fig.8).

Le manque de données bibliographiques concernant ce phénomène chez d'autres Crocidurinae, ne permet pas pour l'instant d'établir des comparaisons. Ces résultats sont donc une première approche à l'étude du changement saisonnier du pelage de la sous-famille des Crocidurinae dans leur milieu naturel et en captivité. Seules de nombreuses captures et des élevages importants permettront de comprendre les lois qui régissent ce phénomène.

VI. — RYTHME CIRADIEN

DE L'ACTIVITÉ LOCOMOTRICE SPONTANÉE

Un dispositif simple (cellule photo-électrique à la sortie du nid de plâtre) a équipé une cage pendant toute une année. L'enregistrement des entrées et sorties de l'abri a été effectué chez une femelle adulte. La *Pachyure* est principalement nocturne avec un maximum d'activité dans la matinée (fig. 9).

Le rythme circadien de l'activité locomotrice spontanée est polyphasique et sujet à des fluctuations saisonnières. Deux observations sont particulièrement intéressantes. La première concerne l'horaire journalier de l'activité : en été l'animal peut rester volontairement dans l'abri, sans nourrir, pendant plus de 12 heures consécutives. Cette observation est surprenante chez un mammifère d'aussi petite taille. La seconde concerne une apparente liaison entre l'horaire et la mue d'automne : pendant la période de changement du pelage, l'activité est nettement plus fractionnée et l'animal circule de jour comme de nuit.

VII. — MÉTABOLISME ÉNERGÉTIQUE

Comme nous pouvions le penser, compte tenu de la très petite taille de l'animal, le niveau du métabolisme chez *Suncus etruscus* est très important, et représente la valeur la plus élevée au sein des Mammifères. A une température ambiante de 12° C, les valeurs enregistrées

EPOQUE DES MUES

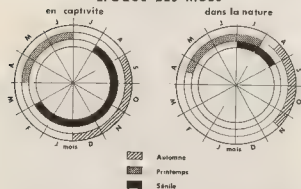


FIG. 8. — Répartition schématique et comparaison, au cours des différents mois, des époques pendant lesquelles les *Pachyures* des deux sexes entreprennent, en captivité et dans la nature, un des trois types de changement de pelage observés, soit : la mue d'automne, la mue de printemps et la mue sénile. Dans la nature, les vieux adultes disparaissent pour de multiples raisons (prédateurs, épizooties, fluctuations de température, sénilité...) et les *Suncus etruscus* présentant un pelage de type sénile sont rarement capturés, et seulement pendant juillet et août. En captivité au contraire, les animaux peuvent attendre leur durée de vie potentielle et l'on peut maintenir des *Pachyures* étrusques présentant ce type de changement de pelage d'août à février

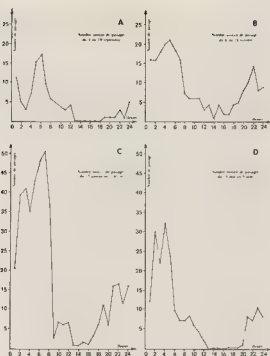


FIG. 9. — Représentation graphique du nombre journalier de passages pendant les quatre saisons d'une année: A. — été, du 4 au 10 septembre; B. — automne, du 6 au 21 octobre; C. — hiver, du 27 janvier au 7 février; D. — printemps, du 28 mai au 9 juin. Il apparaît clairement que l'activité présente un caractère fondamentalement nocturne avec un pic important dans les heures qui précèdent le lever du soleil. En abscisses, le temps en heures; en ordonnées, le nombre de passages.

sont de l'ordre de 24 ml O₂ par heure et par gramme d'animal (24 ml/O₂/h/g) (fig. 10).

La mise en évidence, chez *La Pachyure étrasque*, de variations circadiennes de la consommation d'oxygène et du poids corporel, sont en accord avec le rythme journalier de l'activité locomotrice spontanée. Plus précisément, il ressort nettement que *Suncus etruscus* observe un jeûne très important, accompagné d'une perte de poids qui est d'autant plus accusée, que la calorification est très importante chez ces animaux.

Enfin, la valeur relativement élevée de la température de neutralité thermique, située aux environs de 35° C, représente une donnée nouvelle pour la physiologie des Mammifères.

Au cours de notre étude, nous avons capturé et élevé un nombre important d'exemplaires de *Crocridura russula* et *C. suaveolens*. Au laboratoire, nous espérons continuer l'étude comparative de la physiologie de ces trois *Crocridurins* afin de préciser nos connaissances sur la thermorégulation de ces Micromammifères vivant en région tempérée. Sur le terrain, ce qui nous intéresse particulièrement, est l'étude comparative des trois espèces. Elles sont abondantes, et caractérisent le « milieu » méditerranéen encore mal connue de ce point de vue. Tout d'abord, nous avons simplement cherché à bien connaître la *Pachyure étrasque* pour ensuite, la situer dans la biocénose méditerranéenne et établir les liens qui l'unissent aux autres petits mammifères de la même famille, à ses prédateurs, et à ses proies.

Roger FONS, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, (Pyrénées-orientales), France.

PUBLICATIONS DE L'AUTEUR CONCERNANT *Suncus etruscus*.

Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrasque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Mammifère Soricidae) *Vie et Milieu* 21, 209-218, 1970.

Modalités de la reproduction et développement post-natal en captivité chez *Suncus etruscus* (Savi, 1822) *Mammalia* 37, 288-324, 1973.

Le répertoire comportemental de la Pachyure étrasque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) *La Terre et la Vie* 28, 131-157, 1974.

La mue chez les *Crocridurinae* I. Changement de pelage dans la nature et en captivité chez la Pachyure étrasque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) *Mammalia* 38, (2), 265-284, 1974.

Méthodes de capture et d'élevage de la Pachyure étrasque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora Soricidae) *Zeitschrift für Säugetierkunde* 39, 204-210, 1974.

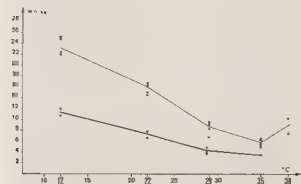


FIG. 10. — Consommation d'oxygène (en millilitres par heure et par gramme d'animal) de *Suncus etruscus* (trait fin) et de *Crocridura russula* (trait épais) à cinq températures différentes. Ces mesures ont été effectuées du 25 septembre au 2 octobre 1974. Chez ces deux Soricidés, la consommation d'oxygène est très élevée. Pour *Suncus etruscus*, c'est à 35° C (valeur très proche de la température de neutralité thermique), que les valeurs les plus basses des échanges respiratoires ont été relevées.

Rythmes circadiens d'activité d'une petite Musaraigne *Suncus etruscus* Mammifère Insectivore. Résumé de la communication présentée à la réunion annuelle des spécialistes des cycles biologiques le 18 janvier 1974 à Paris *Bulletin Groupe Etude Rythmes Biologiques* 5, 109, 1974.

Mémoire de Thèse. Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Thèse de Doctorat d'Université soutenue le 30 avril 1975 à Paris VI (Université Pierre et Marie Curie) Offset 190 p., 1975.

Notes sur les Mammifères de France. XIV. Données morphologiques concernant la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) *Mammalia* (sous presse) 5 p. (en coll. avec M.C. SAINT-GIRONS).

Horaire et intensité de l'activité locomotrice spontanée chez un petit mammifère, La Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Insectivore Soricidae). *Bulletin du Groupe Etude Rythmes Biologiques* 14 p. (en coll. avec M.C. SAINT-GIRONS) (sous presse).

Contribution à la connaissance du métabolisme énergétique chez deux Crocidurinae : *Suncus etruscus* et *Crocidura russula* (Mammifères Insectivores). *Mammalia* 39, 13 p. (en coll. avec R. SICART) (sous presse).

Premières données sur l'écologie de *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Comparaison avec deux autres Crocidurinae *Crocidura russula* (Hermann, 1970) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) Insectivora Soricidae *Vie Milieu*, 28 p. (sous presse).

Claude GRENOT. — *Ecophysiologie du lézard saharien Uromastix acanthinurus* Bell, 1829 (Agamidae). Thèse de Doctorat d'Etat soutenue à Paris.

Uromastix acanthinurus est un Agamidé diurne de grande taille qui se rencontre d'une manière plus ou moins continue dans les territoires semi-désertiques et désertiques de l'Afrique du Nord et les territoires marginaux méridionaux du Sahara. La structure du peuplement saharien de *U. a.* est caractérisée par des séries de population plus ou moins isolées montrant une variation progressive de certains caractères morphologiques. En particulier, il a été mis en évidence un polymorphisme chromatique dont les différents types et leur fréquence relative varient d'une population à l'autre.

La structure et la densité des populations dépend du milieu considéré : djebel (pente avec éboulis rocheux) ou reg (surface plane pierreuse). Dans l'ensemble, les densités observées sont excessivement faibles ; de 10 à 20 ind./ha dans les meilleures conditions, mais dans les

régions continentales du Sahara nord-occidental, elle n'est que de 1 ind./ha sur les pentes rocheuses (Monts d'Ougarta) et devient inférieure à 0,10 ind./ha dans les régions planes et très arides.

La survivance de *U. a.* au cours des périodes les plus chaudes de la journée dépend essentiellement de la profondeur de son terrier, toujours creusé en dehors des touffes de végétation. La température qui y règne varie peu au cours de l'année : entre 15°C et 35°C. Contrairement aux terriers des Rongeurs, l'hygrométrie y reste faible, souvent inférieure à 40 %.

Le nombre des espèces végétales consommées dépasse 45 et leur répartition systématique offre un reflet assez complet de la composition d'ensemble de la végétation nord-saharienne. Des Insectes et des crottes d'herbivores peuvent entrer également dans le régime, bien que *U. a.* se nourrisse presque exclusivement et abondamment de plantes annuelles au printemps. En été et à l'automne, il s'alimente de moins en moins et se rabat sur des plantes pérennes sèches dont la teneur en eau est très faible (< 30 %) et la concentration en électrolytes élevée. En cas de disette, il reste au fond de son terrier et son activité est minimale : l'aptitude au jeûne prolongé est grande du fait que le métabolisme reste très faible aux températures inférieures à 35°C.

Uromastix est un Lézard héliotherme qui possède une zone thermique de chauffage limitée au seuil de son terrier. A la saison froide, l'activité en dehors du terrier est ralentie et se situe au moment le plus chaud de la journée, entre 11 et 15 heures, tandis qu'à la saison chaude la courbe d'activité en surface est bimodale avec un maximum le matin entre 7 et 11 heures puis un autre entre 15 et 19 heures, lorsque la température ambiante redescend en dessous de 40°C. En hiver, où les animaux ne peuvent pas atteindre leur température optimale, les températures des individus actifs sont généralement faibles (moins de 30°C) et directement liées à la durée de l'ensolaillement et au poids de l'animal. La température corporelle moyenne d'activité normale est de 39°C ; au printemps et en automne, elle n'est que de 35,5°C.

Dans la nature, le minimum et le maximum volontairement tolérés sont voisins respectivement de 20°C et 44°C, tandis que la température maximale létale est de 47°C.

U. a. prend des attitudes caractéristiques, soit pour amener sa température le plus rapidement possible au niveau optimal, soit pour conserver sa température voisine du *preferendum* thermique. En cas d'hyperthermie, il peut même, dans la nature, présenter spontanément une polypnée thermique passagère. Il est possible d'acclimater *U. a.* à des températures élevées et

il peut alors supporter des températures normalement mortelles pour lui.

L'activité de *U. a.* dans un appareil à gradient thermique est assez voisine de celle observée dans la nature. L'obscurité complète et la lumière (même atténuée), sont des facteurs déterminants pour son déplacement vers les températures plus basses dans le premier cas et vers les températures plus élevées pour le second.

L'activité locomotrice peut apparaître expérimentalement à une température très basse (13°C) lors de la recherche d'un refuge, et devenir nulle au *preferendum* thermique. En revanche, l'animal est capable de se déplacer spontanément sur un sol surchauffé dépassant 70°C. Des différences sensibles dans le *preferendum* thermique existent et sont en rapport avec les types d'activité menés.

La ponte, qui se compose en moyenne de 14 œufs, est déposée en juin-juillet assez profondément dans le sol et l'éclosion a lieu dans le courant du mois de septembre. Cependant, au cours de certaines années très sèches, une grande majorité de femelles ne pondent pas.

La croissance est rapide chez les jeunes pendant les deux premières années (0,13 mm/j.) et en particulier à la période chaude (0,31 mm/j.), s'interrompant durant l'hiver; elle se poursuit jusqu'à la maturité sexuelle et se ralentit chez les adultes (0,05 mm/j.). Elle peut être irrégulière : des adultes ne grandissent pas certaines années.

La maturité sexuelle est atteinte généralement au cours de la 4^e ou la 5^e année, tandis que la longévité peut être estimée égale ou supérieure à 20 ans. Au cours des deux premières années de leur vie, 80 % des jeunes périssent par le froid hivernal ou sont consommés par des prédateurs.

Pour une population moyenne de 100 ind./100 ha, la production de reproduction est de 1,4 kg/100 ha/an pour une production totale annuelle de 18 kg/100 ha/an. Le taux de renouvellement de la biomasse de l'espèce est très faible (de 0,6 à 0,9) comparé à celui de certaines espèces annuelles de savane (2,5 à 3,3). Bien qu'ayant une répartition discontinue et une densité faible, *U. a.* consommateur primaire, représente pourtant dans certaines régions arides une biomasse relativement importante (de 2 à 29 kg/ha) par rapport aux autres petits vertébrés.

La reproduction s'obtient facilement dans les parcs d'élevage aménagés à Beni-Abbès et, grâce à l'utilisation d'un éclairage spécial (avec bleu et UV), le maintien en captivité à Paris est illimité et permet aux animaux de conserver leur coloration originelle et leur aptitude à l'accouplement.

U. a. se nourrit essentiellement au printemps, lorsque les plantes gorgées d'eau (84 %) sont les plus nombreuses : le contenu digestif représente alors 30 % du poids corporel tandis qu'il est presque inexistant en automne. Dès la fin de l'hiver, il constitue ainsi rapidement sa réserve de graisse, représentée essentiellement par 2 lobes abdominaux. Plus de 50 % des acides gras totaux sont constitués par de l'acide oléique. En période sèche, l'animal s'alimente très peu, prévenant ainsi la perte d'eau trop élevée qui serait nécessairement associée à l'ingestion de plantes trop sèches.

La teneur en eau totale est élevée : 75 ml/100 g de poids corporel. *U. a.* possède l'un des compartiments extracellulaires (Vec : 35 ml/100 g) les plus importants parmi les Reptiles. Ceci lui permet de mieux résister à une déshydratation et à un jeûne prolongé. Au printemps, l'animal s'hydrate au maximum, l'eau du contenu digestif est réabsorbée au niveau de la muqueuse digestive. Il peut ainsi stocker jusqu'à 15 % d'eau libre supplémentaire sous forme de liquide intrapéritonéal. En revanche, le compartiment intracellulaire (Vic : 40 ml/100 g) est faible par rapport à celui des Agamidés déserticoles australiens. Lorsque la perte de poids dépasse 30 %, le Vec diminue deux fois plus rapidement que le Vic et les volumes plasmatique et sanguin accusent une diminution alors que l'hématocrite conserve une valeur normale (28 %). Cependant, un animal ayant perdu 40 % de son poids, remis dans des conditions normales d'alimentation, peut récupérer son poids initial en l'espace d'un mois.

Le budget hydrique de *U. a.* se caractérise par une faible production d'eau métabolique (0,35 ml/100 g/j.) et une grande proportion relative d'eau perdue par défécation. Le taux de renouvellement de l'eau est très faible à la période sèche (1 ml/100 g/j.).

La glycémie, élevée, varie généralement peu au cours de l'année (1,70 g/l). Le jeûne prolongé et la malnutrition ont une action hypoglycémiant tandis que la protéinémie augmente.

U. a. consomme de préférence les espèces végétales ayant un rapport K⁺/Na⁺ élevé. La concentration en électrolytes des plantes est toujours supérieure à celles des compartiments hydriques corporels et à la capacité d'excrétion rénale. Le budget hydro-électrolytique est relativement bien équilibré puisqu'il n'existe que peu de variations saisonnières dans la concentration ionique du plasma et des tissus. L'espèce bénéficie cependant d'un mécanisme extrarénal d'excrétion de sels grâce à une glande nasale fonctionnelle, spécialisée surtout dans l'excrétion de KCl. La concentration en K⁺ du fluide nasal est supérieure à celle de l'urine des Mammifères. La majorité des cations ne peuvent cependant pas être mis sous forme de chlorures étant donné que l'ingestion

alimentaire de Cl^- est environ 1/5 de celle de Na^+ et K^+ : le reste est éliminé par voie cloacale sous forme d'une grosse pelote solide composée de 80 % d'urates monobasiques insolubles (NH_4^+ , Na^+ , K^+ ...). La précipitation de ces sels urinaires intervenant au niveau du cloaque permet la réabsorption de la majeure partie de l'eau, ainsi que l'élimination de quantités appréciables d'électrolytes avec un minimum d'eau.

Le régime herbivore et l'adaptation de *U. a.* à la vie en milieu désertique semblent avoir été à l'origine d'un processus original d'épuration osmo-électrolytique au niveau des structures nasales. La présence de concrétions blanches autour des narines dans la nature traduit l'existence d'une glande nasale fonctionnelle, qui se rencontre d'ailleurs aussi chez certains Sauropsidiés inféodés aux biotopes marins. La configuration des cavités nasales est étroitement liée à la morphologie de la capsule cartilagineuse qui les limite ainsi qu'à l'extension et la spécialisation de la glande nasale. Celle-ci, particulièrement développée, débouche dans la portion terminale du conduit vestibulaire. C'est une glande tubuleuse ramifiée qui perd pratiquement sa fonction muqueuse au profit d'un rôle d'élimination ionique. De nombreuses similitudes structurales identifient nettement les glandes nasales des Iguanidés déserticoles herbivores des U.S.A. et d'*U. a.* à des « glandes à sels » et traduisent des modalités fonctionnelles communes.

Cette étude écophysologique a permis ainsi de faire ressortir certaines analogies structurales et fonctionnelles entre les Reptiles du Sahara et ceux appartenant à d'autres déserts.

Stefan NEGREA et Alexandrina NEGREA. — Ecologie des populations de Cladocères et Gastéropodes de la zone inondable du Danube. Editions de l'Académie des Sciences de Roumanie, Bucarest. 1975, 232 p. (en roumain, résumé en français). Nous donnons ici le résumé français de ce travail.

Dans ce travail on présente les principaux résultats obtenus par les auteurs concernant la structure et la dynamique des populations de Cladocères et Gastéropodes du complexe de lacs Crapina-Jijila, l'un des plus grands de la zone inondable du Danube. Les populations de ces deux groupes d'animaux, faisant partie de la structure des plus importantes biocénoses, jouent un rôle particulièrement important dans le transfert de la matière et de l'énergie des écosystèmes étudiés. Le complexe de lacs Crapina-Jijila a fait l'objet des recherches dans deux étapes : dans l'intervalle 1956-1960, lorsque tous les

lacs étaient dans un régime d'inondation, et dans l'intervalle 1966-1967 quand seul le groupe de lacs Crapina se trouvait dans le régime d'inondation, l'autre groupe, Jijila, ayant déjà été endigué et une grande partie des lacs assainie. En tenant compte du fait qu'en ce moment la zone inondable du Danube est presque entièrement endiguée, il résulte que les données de ce travail ont aussi la valeur d'un document scientifique.

Les principaux problèmes poursuivis ont été : la répartition spatiale des populations en fonction du biotope (structure topographique) ; la dynamique du nombre et de la biomasse des populations et ses causes (aspects liés à la densité, la caractéristique la plus importante de la population) ; la dynamique des associations avec Cladocères et Gastéropodes et les facteurs qui la déterminent ; la succession des associations parallèlement à l'évolution des lacs autant dans des conditions naturelles que dans des conditions d'endiguement ; le rôle des espèces de Cladocères et de Gastéropodes comme anneaux importants dans les chaînes trophiques et spécialement comme nourriture directe pour les poissons à valeur économique ; la biologie et la variabilité des caractères de certaines espèces et leur signification écologique ; le rôle des Cladocères comme indicateurs écologiques ; le rôle des Gastéropodes dans la modification de la structure et de la morphologie des lacs par les dépôts de coquilles, ainsi que d'autres problèmes.

Le travail est divisé en sept chapitres. Après une brève introduction dans le premier chapitre on présente d'une manière succincte l'histoire des recherches, avec des considérations spéciales sur les Cladocères et les Gastéropodes du delta, de la zone inondable et le chenal du Danube.

Le deuxième chapitre est réservé à la description du complexe de lacs Crapina-Jijila. Ce complexe est situé au nord-ouest de la Dobrogea, entre le Danube et les monts Măcin et présente les caractéristiques de la zone inondable du Danube, à savoir : le caractère inondable des terrains ; la durée et la grosseur des crues, ainsi que la période de l'année où elles se produisent ; le rapport entre la grande superficie des lacs d'un côté et leur volume et leur petite profondeur de l'autre côté, ce qui rend l'eau rapidement perméable aux facteurs climatiques, à multiples répercussions sur le déploiement de la vie dans les lacs. Le complexe se compose de deux groupes de lacs, Crapina et Jijila, chacun formé d'un lac principal dénommé « ghiol » et d'autres plus petits, dénommées « japse », liés entre eux et au Danube par un réseau de canaux principaux et secondaires. Après la description de ce système compliqué de lacs et de canaux, on fait une comparaison entre les principaux lacs, Crapina et Jijila. On montre, entre autres,

qu'avant d'être endigué, le lac Jijila se trouvait dans un stade de colmatation plus avancé que le lac Crapina, qu'avant une profondeur et une superficie plus petites il était plus perméable par rapport aux facteurs climatiques, et qu'il était plus protégé contre les vents dominants grâce aux collines de l'est. On explique encore que le système de « japse » était bien développé et celui de canaux assez colmaté. En échange, le lac Crapina, plus jeune du point de vue génétique, avait un système de « japse » moins développé et un système de canaux longs, larges et profonds qui servaient de refuge à une riche faune de Mollusques. La communication avec le fleuve était meilleure, permettant le renouvellement de l'eau, la migration de la faune et l'influence sur la répartition des sédiments sur le fond du lac. A présent le lac Crapina fonctionne dans le régime d'inondation, tandis que Jijila est un étang aménagé pour la reproduction et l'élevage de la carpe.

Dans le chapitre suivant on présente les techniques utilisées pour recueillir le matériel, le nombre et la nature des échantillons collectés, ainsi que les méthodes pour étudier les prélèvements quantitatifs et les données statistiques. Il faut préciser que la collection des échantillons biologiques a été faite à l'aide d'appareils spécialement adaptés aux conditions de la zone inondable, parallèlement avec la détermination des valeurs des facteurs climatiques et physico-chimiques de l'eau, la première année mensuellement (mai 1956-juillet 1957), ensuite d'une façon saisonnière, dans des stations permanentes et facultatives réparties sur tout le complexe, en tenant compte de la situation pendant les crues, de la profondeur, la circulation de l'eau, la nature du fond, la végétation aquatique, etc.

Le quatrième chapitre est consacré à la caractérisation des facteurs écologiques et de leur influence sur les populations de Cladocères et de Gastéropodes du complexe de lacs Crapina-Jijila, mettant en évidence l'effet de l'un d'entre eux sur la répartition et la densité des populations du complexe. Dans ce but, on a étudié les limites de tolérance et l'optimum écologique des espèces pour savoir dans quelle mesure les facteurs respectifs ont été limitatifs. On présente premièrement les principaux facteurs climatiques (la température, la lumière et le vent) qui ont dans le cas des lacs de la zone inondable une influence immédiate et profonde, ensuite les facteurs abiotiques du milieu aquatique : les crues du Danube, la circulation de l'eau, la nature du fond, les substances en suspension, l'oxygène, les substances organiques de l'eau et du limon, les sels minéraux et biogènes, ainsi que la réaction naturelle de l'eau (le pH). En continuant on présente le facteur trophique et les relations intra- et interspécifiques, en insistant sur l'importance du premier facteur, ainsi que

le facteur anthropique (l'influence de l'homme par l'endiguement de certains lacs, par la pêche, en draguant les Mollusques dans un but industriel, etc.). On souligne le fait que tous les facteurs agissent dans une interdépendance étroite, car on peut parler parfois d'une vraie « réaction en chaîne ». Par exemple, les grandes crues précoces et de longue durée de 1956 et les vents du printemps ont maintenu une grande quantité de suspensions dans l'eau et une plus grande profondeur, faisant de sorte que l'indice de transparence (T/A) ait une valeur plus petite de 0,2 et que, par conséquent, les macrophytes submergés ne puissent s'installer. Par contre, il y a eu un grand volume d'eau libre, bien chauffée en été et riche en substances biogènes, qui a permis le développement du phytoplancton et du microphytobenthos, donc des conditions optima pour les Cladocères mégahermes et pour les Mollusques qui se nourrissent d'Algues du fond de l'eau. De cet exemple résulte l'action simultanée ou successive de certains facteurs de diverses catégories comme : la lumière, la température, le vent, le niveau de l'eau, les suspensions, les relations biotiques — le tout se déroulant en fonction de l'action du facteur hydrologique déclencheur, les crues du Danube. D'ailleurs, les crues du Danube sont considérées comme le principal facteur limitant du développement des populations planctoniques et benthoniques de la zone inondable, le principal mécanisme réglant leur densité, car c'est des crues du printemps que dépend en premier lieu l'augmentation ou la diminution de l'effectif de chaque population à part.

Dans l'introduction du chapitre « La Dynamique des populations » on précise qu'on a adopté le point de vue selon lequel les populations locales représentent des systèmes biologiques avec autorégulation, composés d'individus d'une certaine espèce, qui vivent dans une certaine biocénose, ayant certaines qualités qui se maintiennent une temps plus ou moins long en fonction du mode d'organisation, et qui ont les caractéristiques de n'importe quel système biologique (caractère informatif, intégralité, programme, équilibre dynamique et autorégulation par connexion inverse). Dans la première partie du chapitre on passe en revue les principales caractéristiques de la population liées à sa structure et à sa dynamique, en présentant les méthodes statistiques par lesquelles ces caractéristiques ont été étudiées chez les populations de Cladocères et de Gastéropodes du complexe, ainsi que les conclusions plus importantes qui ont résulté de l'étude entreprise dans ce but. On explique, entre autres, que l'étude de la structure par âges, sexes et dimensions des populations de Cladocères, a conduit à la conclusion que, dans les conditions des lacs de la zone inondable, la période de l'apparition de la génération gamogénétique ne correspond pas toujours à celle des lacs européens à une latitude plus septen-

trionale, que les femelles parthénogénétiques de certaines espèces arrivent à la maturité à des dimensions plus réduites et que, généralement, elles n'atteignent pas la taille de celles de l'Europe centrale.

La deuxième partie du chapitre « La Dynamique des populations » contient la liste des 53 espèces de Cladocères et 15 espèces de Gastéropodes du complexe de lacs Crapina-Jijila, une brève analyse faunistique et une classification des espèces d'après leur répartition géographique. Par rapport à la signification écologique de la répartition géographique des Cladocères, on montre que, à cause de la possibilité illimitée de dispersion par voie passive des œufs durables, ce n'est pas la présence, mais la rareté ou l'absence d'une espèce dans un lac qu'il faut expliquer par l'action de certains facteurs locaux. Par exemple, l'absence des espèces de Cladocères d'origine marine pontocaspienne (*Corniger macoticus*) peut être expliquée par leur sensibilité à la grande quantité de suspension de l'eau.

Dans la troisième partie du chapitre on tâche de faire une classification écologique des populations, en tenant compte, d'un côté des particularités des lacs de la zone inondable du Danube (petites profondeurs, la superficie et la configuration des bords variables en fonction des crues, le pélagial réduit à l'épélimnion, portions étendues avec macrophytes submergés qui dépassent la zone littorale de sorte que les biotopes s'entrecroisent, etc.), et d'un autre côté, des affinités écologiques des espèces, de leur préférence pour un certain biotope, manifestée par une fréquence et une densité accrue. Les espèces de Cladocères ont été divisées en : neustoniques (hyponeustoniques); planctoniques (planctonobies, c'est-à-dire euplanctoniques); planctonophiles, qui fréquentent aussi des biotopes avoisinants, et planctonoxènes, c'est-à-dire accidentelles dans le plancton); macrophytoniques (infodés à la végétation aquatique, qui peuvent être aussi -bies, -philes et -xènes); nectobenthoniques (attachées par leur biologie au substratum limoneux) et ectoparasites (par ex. *Anchystropus emarginatus* qui se nourrit des tissus de *Hydra*). Les populations de Gastéropodes ont été aussi classées, en fonction du substratum préféré, en trois catégories : pélophiles, pélo-macrophytophiles et macrophytophiles. On arrive à la conclusion que les biotopes préférés par certaines espèces de Cladocères et de Gastéropodes dans les conditions de la zone inondable diffèrent de ceux préférés habituellement dans d'autres bassins.

Dans la quatrième partie du chapitre, consacrée à la dynamique des populations de Cladocères et Gastéropodes, on présente à tour de rôle toutes les espèces étudiées. Elles sont groupées conformément aux catégories écologiques établies, et dans le cadre de chaque catégorie

selon son importance (premièrement celles principales, notées par astérisque, ensuite les autres). Pour chaque espèce on présente les données les plus importantes se référant à la dynamique de la répartition spatiale, du nombre et de la biomasse ainsi que celles qui se rapportent à la structure par âges, sexes et dimensions, dans l'ordre suivant :

- la répartition géographique et le milieu de vie en général ;

- la période où on la trouve (inclusivement la période d'apparition de la génération gamogénétique et des données sur la prolificité dans le cas des espèces de Cladocères) ;

- la variabilité de certains caractères morphologiques dans des conditions locales (dimensions par âges et sexes ; la cyclomorphose de certaines espèces de Cladocères, etc.) ;

- les biotopes où l'espèce a été trouvée dans le complexe ;

- la dynamique de la population dans l'espace et le temps et ses causes (la répartition sur horizontale et verticale, les variations de la fréquence, de la densité et de la biomasse dans les divers lacs se trouvant à différentes étapes d'évolution, autant avant qu'après l'endiguement partiel du complexe) ;

- la caractérisation de l'espèce par ses préférences écologiques et par l'importance qu'elle a dans le circuit de la matière du complexe de lacs.

A la fin du chapitre on expose les conclusions se rapportant à la dynamique des populations de Cladocères et de Gastéropodes. Parmi les 53 espèces de Cladocères 16 seulement ont joué un rôle important dans le circuit de la matière des lacs étudiés. Le poids des 10 espèces planctoniques, 5 macrophytoniques et 1 nectobenthonique, a été différent dans les deux périodes d'étude (avant et après l'endiguement partiel du complexe de lacs), les différences existant autant comme fréquence, que comme densité et biomasse. De même, parmi les 15 espèces de Gastéropodes, seules 6 espèces pélophiles et 4 pélo-macrophytophiles ont eu un rôle spécial, dans leur cas se trouvant aussi de grandes différences quantitatives. En analysant ensuite l'influence des facteurs externes et internes (propres aux populations) qui ont joué un rôle dans le réglage du nombre, on arrive à la conclusion que les crues du printemps constituent le facteur essentiel, caractéristique à la zone inondable, qu'elles représentent le mécanisme de base de la régulation de l'abondance des populations, le fond sur lequel se déroulent tous les phénomènes abiotiques et biologiques des lacs.

Le chapitre « La Dynamique des associations » est consacré à l'étude de la structure et de la dynamique des associations de Cladocères et Gastéropodes, considérées

comme partie intégrante des biocénoses auxquelles elles appartiennent.

Dans la première partie de ce chapitre on montre que les associations ont été délimitées à l'aide des espèces ou groupes d'espèces caractéristiques. Lorsque le groupe caractéristique n'était pas évident, on a eu recours au calcul du coefficient d'affinité (corrélation) entre espèces. Pour l'étude des associations ainsi délimitées on a déterminé les caractéristiques suivantes : densité, biomasse, abondance, dominance, constance, fidélité et diversité.

Dans la seconde partie du chapitre on analyse la structure et la dynamique des associations de Cladocères et Gastéropodes des « ghioluri » et « japse » et les canaux du complexe Crapina-Jijila, considérées comme étapes différentes dans l'évolution des bassins de la zone inondable du Danube. À la base de l'étude statistique du matériau des lacs étudiés dans les deux périodes de recherches (avant et après l'endiguement de l'enceinte Jijila), on présente pour chaque association à part les données suivantes :

- la caractérisation du biotope et des principaux facteurs qui ont eu un rôle dans la dynamique de l'association ;

- la répartition spatiale de l'association ;

- la dynamique du nombre et de la biomasse, mettant en relief les changements qualitatifs et quantitatifs de l'association, ainsi que la succession des espèces dominantes (conductrices) en fonction du régime des crues et des autres facteurs.

Le chapitre finit par les conclusions se référant aux modifications (la succession) des associations de Cladocères et Gastéropodes parallèlement à l'évolution d'une étape à l'autre des lacs trouvés dans le régime normal d'inondation, ainsi que leur évolution dans les conditions d'endiguement. Pour le complexe de lacs Crapina-Jijila on peut distinguer dans l'évolution des écosystèmes les étapes suivantes, applicables selon BOTNARIUC (1967) à toute la zone inondable du Danube :

- la 1^{re} étape (de « ghiol » ouvert) à profondeur relativement grande, transparence réduite, peu de macrophytes et colmatation minérale plus intense que celle biologique, représentant la phase la plus jeune de l'évolution des lacs ;

- la II^e étape (de « japsă ») à petite profondeur, grande transparence, beaucoup de macrophytes et colmatation biologique plus intense que celle minérale ;

- la III^e étape (de transition vers l'écosystème terrestre) à très petite profondeur, colmatation biologique très puissante, isolément complet du reste des lacs et végétation aquatique très dense, qui cède peu à peu la place à celle terrestre.

À ces étapes d'évolution correspondent des associations caractéristiques. Ainsi, l'association à Cladocères planctoniques, riche en espèces et conduite par *Diaphanosoma brachyurum* pendant l'été, est caractéristique pour la première étape de l'évolution, ayant un développement optimum dans les années à grandes crues et de longue durée, à phytoplancton riche et à quantité modérée de suspension dans l'eau. L'association à Cladocères macrophytophiles, conduite par des espèces de Chydoridae (*Chydorus sphaericus*, *Graptoleberis testudinaria* et *Acroperus harpae* dans le groupe Crapina ; *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus aduncus* et *Peracantha truncata* dans le groupe Jijila) est caractéristique pour la II^e étape, ayant un meilleur développement dans les années à crues tardives, petites et de courte durée, favorables à l'installation de la végétation submergée sur de vastes superficies. À mesure que les lacs évoluent de la 1^{re} à la II^e étape, par conséquent à mesure que la colmatation biologique devient plus intense que celle minérale, le nombre d'espèces planctoniques de l'association diminue, la densité de certains d'entre elles augmentant, et le nombre des espèces de l'association macrophytophile s'accroît aussi. À partir du moment où la colmatation à substance organique dépasse 19 % (par calcination — seuil établi par MARKOWSKI, 1955, pour les lacs du Danube), donc à mesure que les lacs évoluent vers la III^e étape, les espèces de Cladocères macrophytophiles disparaissent caractéristiques pour la II^e étape diminuent, et des espèces caractéristiques aux petites eaux eutrophes, arrivées des autres bassins sous forme d'éphippium, apparaissent. Dans le cas de l'endiguement des grands lacs de la première étape d'évolution, l'équilibre de l'écosystème respectif se détruit, la succession normale des associations est interrompue, et l'on passe directement à l'association à espèces caractéristiques des petites eaux eutrophes, qui ne sont pas dans le régime d'inondation (par exemple l'association avec *Daphnia magna* du lac Jijila). Aux divers degrés d'évolution des lacs ont correspondu aussi des associations caractéristiques à Gastéropodes. Ainsi, l'association pélophile conduite par *Valvata piscinalis* et *Lithoglyphus natcoideus*, riche en espèces, est caractéristique du substratum à limon mou avec microphytobenthos des lacs de la première étape de l'évolution. L'association pélo-macrophytophile avec *Viviparus acerosus*, plus pauvre en espèces, est caractéristique du substratum de limon mou (contenant moins de 16 % de substance organique) sur lequel se développe une végétation relativement dense des « japse » trouvées dans la II^e étape. L'association macrophytophile avec *Lymnaea stagnalis*, pauvre en espèces et dans laquelle celles des branchiotes pélo-macrophytophiles apparaissent seulement comme récédentes, caractérise la III^e étape d'évolution. À mesure que les lacs évoluent d'une étape à l'autre, le nombre d'espèces appartenant aux

Gastéropodes branchiatiens diminue, tandis que le nombre d'espèces pulmonées augmente, fait qui confirme les observations de JADIN (1950). Dans le cas de l'endiguement l'évolution des associations de Gastéropodes est empêchée ou interrompue. Ainsi, après l'endiguement de l'enceinte Jijila, l'association à Gastéropodes des lacs du groupe Crapina restée dans le régime d'inondation a eu une densité beaucoup plus réduite qu'auparavant, et dans les lacs endigués on a détruit ces associations par le dragage intensif à but industriel et en laissant sur la terre sèche de grandes quantités pendant l'essai de dessèchement. Il en résulte que la tendance d'émission de « ghiol » en « japše » a des conséquences considérables sur la répartition des populations et des associations de Cladocères et Gastéropodes, aussi bien dans l'espace que dans le temps.

Dans le dernier chapitre on discute l'importance des populations de Cladocères et Gastéropodes dans l'économie du complexe de lacs Crapina-Jijila. Dans la première partie de ce chapitre on présente les données qui se réfèrent au rôle des populations mentionnées, dans le circuit de la matière des écosystèmes étudiés. On arrive, entre autres, à la conclusion que les espèces dominantes ont constitué des anneaux importants au niveau trophique respectif, participant le plus souvent à la formation des chaînes principales courtes (par ex. Algues planctoniques — Cladocères filtreurs — poissons, ou bien Algues du microphytobenthos — Gastéropodes pélophiles — poissons). De telles chaînes courtes, qui commencent par des végétaux vivants consommés par des espèces herbivores, ont un rôle positif parce que des anneaux supplémentaires n'existant par entre les producteurs et les derniers consommateurs, on évite les pertes inutiles d'énergie qui diminuent le rendement de l'écosystème (comme dans le cas des chaînes avec *Leptodora kindtii*). Certaines espèces de Gastéropodes et de Cladocères filtreurs, participant aux chaînes qui commencent par la matière organique morte (détritus), transforment directement cette matière en matière nourrissante pour l'anneau trophique supérieur, raccourcissant les chaînes trophiques, hâtant la circulation de la matière et contribuant à la purification biologique de l'eau. Pour mettre en évidence l'importance des populations de Cladocères et Gastéropodes dans le circuit de la matière du complexe de lacs, on a essayé de faire une appréciation des réserves existantes par l'évaluation globale de la biomasse. Des calculs effectués résultent des différences remarquables entre les deux lacs principaux — Crapina et Jijila — autant avant qu'après l'endiguement partiel du complexe, et que certaines espèces à petite densité (*Leptodora kindtii* et *Viviparus acerossus*) ont eu un rôle particulier comme biomasse, grâce à la grande taille des individus par analogie avec les autres espèces du groupe respectif.

La deuxième partie du chapitre est réservée à l'étude des espèces de Cladocères et Gastéropodes qui sont entrées dans la composition de la nourriture des poissons des lacs du complexe Crapina-Jijila. Cette étude est fondée sur l'analyse du contenu du tube digestif chez 2 625 exemplaires pêchés dans l'intervalle 1956-1965. Par rapport aux Cladocères on arrive à la conclusion que les espèces planctoniques sont consommées par les alevins et généralement par les jeunes des poissons de divers âges qui se nourrissent de plancton, et que les principaux consommateurs de Cladocères macrophytoniques et nectobenthoniques sont : *Carassius carassius*, *Syngnathus nigrolineatus*, *Cobitis taenia*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Abramis brama* et *Cyprinus carpio*. En d'autres termes, cinq espèces à nutrition mixte (macrophytophages et zoophages) qui avalent les Cladocères en même temps que le substratum trophique de base (parfois en quantités appréciables, sans véritable sélection) et une espèce microzoophage (*Syngnathus nigrolineatus*). L'existence de rapports quantitatifs inverses entre la fréquence et la densité de quelques espèces de Cladocères des lacs et la fréquence et l'abondance des mêmes espèces dans le bol alimentaire des poissons mène à la conclusion que la répartition non uniforme des Cladocères et la sélectivité dans la nourriture de certains poissons sont des phénomènes réels. Pourtant, dans certains cas, ces rapports inverses ont été un indice que les poissons ont consommé intensément les espèces de Cladocères, en réduisant substantiellement leur effectif. On peut affirmer aussi qu'il n'y a pas de relations de concurrence entre les diverses espèces de poissons en ce qui concerne leur nutrition par les Cladocères. La consommation de la même espèce de Cladocères dans la même période de temps a lieu seulement chez des espèces de poissons qui peuplent des types de lacs différents (« japša » et « ghiol ») ; autrement, ils sont consommés dans des saisons différentes par des espèces de poissons différentes. Parmi les espèces de Gastéropodes deux seulement (*Valvata piscinalis* et *Viviparus acerossus*) ont un rôle important dans la nourriture de certains poissons à nutrition mixte ou zoophage, certains ayant une valeur économique (*Cyprinus carpio*, *Rutilus rutilus*, *Carpiophorossicus*, *Tinca tinca*, *Carassius carassius* et *Lepomis gibbosus*). Un rôle non moins important est joué par les Gastéropodes — et généralement les Mollusques — dans la nourriture d'autres vertébrés de la zone inondable (oiseaux et porcs).

Dans la troisième partie du chapitre final on montre que les Mollusques ont un rôle spécial dans l'évolution géomorphologique du complexe de lacs. D'immenses quantités de coquilles, qui demeurent après la mort des animaux, sont graduellement émettées et portées par les vagues et les courants dans des endroits plus tranquilles, où elles représentent un matériau important dans la

construction des « grinduri », des bords et du fond des principaux lacs. La morphologie et la structure du fond étant modifiées, le déroulement des processus biologiques de l'eau est implicitement influencé lui aussi.

Le chapitre finit par des arguments apportés en faveur de la protection du lac Crapina, le seul parmi les grands lacs de la zone inondable du Danube roumain maintenu encore dans le régime d'inondation. On souligne que, en dehors de l'intérêt scientifique qu'il présente (comme écosystème unique en Europe), il a aussi la valeur d'un paysage exceptionnel (qui peut être valorisé dans un but instructif-éducatif par la pratique du tourisme) et une valeur économique (comme réservoir important d'eau non polluée et de poissons).

Thierry CHRISTOPHE. — *Etude écologique du peuplement d'Araignée de la litière d'une châtaigneraie (forêt de Montmorency, Val d'Oise)*. Thèse de spécialité (Biologie animale, mention Entomologie), soutenue le 14 janvier 1974 à l'Université de Paris-Sud, centre d'Orsay. Jury : J. Bergerard, J.-R. Le Berre, M. Lamotte, P. Blandin.

Le travail de M. Christophe est une étude des caractéristiques essentielles d'un peuplement d'araignées de litière (composition spécifique, densités des espèces, cycles saisonniers) qui débouche sur l'analyse de la population de l'espèce dominante et la mesure de sa production. Ce travail est le premier du genre qui ait été consacré en France à l'étude quantitative d'un peuplement d'Araignées.

Le mémoire (144 pages y compris les appendices) comporte quatre chapitres.

Le premier est consacré à la présentation du milieu. La structure de la litière est décrite et des données macro- et méso-climatiques sont fournies.

Le deuxième chapitre étudie les techniques utilisées : relevés par quadrats avec récolte manuelle, extraction des animaux à l'aide d'appareils construits sur le principe des extracteurs Berlese-Tullgren, pièges d'interceptions. La réalisation du plan d'échantillonnage est présentée en fonction des critères nécessaires à l'obtention de résultats exploitables statistiquement et le nécessaire compromis entre les exigences théoriques et pratiques est discuté. Une part importante du chapitre est consacrée à l'analyse critique des méthodes employées. Cet effort mérite d'être souligné : trop souvent en effet des valeurs sont fournies dont on ne voit pas bien avec quelle sécurité elles ont été obtenues. En ce qui concerne les récoltes manuelles notamment, une

attention particulière est accordée au risque lié à un effet de la fatigue ainsi qu'aux éventuelles différences d'efficacité entre récolteurs. L'extraction automatique est plus reproductible et plus efficace que la récolte manuelle, mais elle présente des inconvénients importants (effets d'éclosion par exemple). Différents types d'expériences ont été réalisés pour comparer ces deux méthodes ; il apparaît souhaitable de les utiliser de façon complémentaire.

Le troisième chapitre est consacré aux résultats relatifs au peuplement d'araignées dans son ensemble. La densité annuelle moyenne, calculée sur 12 mois consécutifs, pour les captures faites à la main, est de 74,8 individus par m². 52 espèces, dont 43 ont pu être déterminées totalement, ont été prises, dont quelques-unes seulement dans les pièges d'interception ; elles représentent 14 familles. Les *Linyphiidae* dominent largement (45 % des espèces et environ 80 % des individus récoltés dans les quadrats). Des données sont ensuite fournies sur la structure spatiale du peuplement, en particulier sur sa stratification. Les deux espèces dominantes vivent dans la couche supérieure de la litière, tandis que les espèces des couches plus profondes constitue un ensemble bien distinct : la distribution d'abondances des adultes s'ajuste en effet à une distribution log-normale, ce qui montre que ces espèces forment une nomocénose. Le chapitre traite enfin de la structure temporelle du peuplement ; celui-ci est d'abord considéré globalement, puis sont décrites les phénomologies des espèces ; pour plusieurs d'entre elles, les résultats sont nouveaux.

Le dernier chapitre concerne la biologie et l'écologie de l'espèce dominante *Macrargus rufus rufus* (Linyphiidae), et plus spécialement son développement, la dynamique de sa population et l'estimation de sa production. Un élevage dans des conditions reproduisant celles du milieu naturel a permis d'obtenir le développement complet de l'espèce, dont les étapes sont décrites et illustrées. Des critères de détermination des stades sont mis en évidence, donnant la possibilité de connaître à tout moment la structure démographique de la population naturelle et d'en suivre l'évolution par l'analyse des échantillons prélevés au long du cycle annuel. La connaissance de l'évolution du poids au cours du développement permet ensuite de calculer la production, qui est estimée à 115 mg poids sec/m²/an, dont un quart pour la production de reproduction. Le taux de renouvellement annuel P/B est de 3,2. Cette partie du travail de M. Christophe est sans aucun doute la plus originale et la plus importante ; il s'agit en effet d'un des tout premiers travaux faisant une analyse démographique précise d'une population d'araignées.

Résumé rédigé par Patrick BLANDIN.

Guy AUBERT. — **Les Ericacées en Provence : Répartition, édaphologie, phytosociologie, croissance et floraison.** Thèse de Doctorat d'Etat, Université d'Aix-Marseille III, mai 1976.

A la suite des nombreuses études phytosociologiques effectuées en Provence, notamment par le professeur René MOLNIER et ses élèves, l'interprétation de la répartition des éricacées (*Erica multiflora* L., *Erica arborea* L., *Erica scoparia* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull. et *Arbutus unedo* L.) soulevait divers problèmes dans cette région. En effet, certaines espèces considérées généralement par les phytogéographes comme thermophiles, xérophiles, calcifuges ou calcicoles, ne paraissent pas toujours répondre à ces critères écologiques.

Les résultats sont commentés dans quatre parties intitulées : répartition, édaphologie, phytosociologie, croissance et floraison.

— La première partie a pour but de situer la Provence par rapport aux aires mondiales des cinq espèces considérées, et de préciser leur répartition en région provençale (localités, altitude, exposition et substratum géologique).

— La deuxième partie, définit les propriétés physico-chimiques des sols portant actuellement des peuplements d'éricacées. A partir d'un nombre suffisant de résultats, il a été possible d'établir l'amplitude édaphique de chacune des espèces en milieux naturels. L'analyse détaillée des différents sols couverts par des peuplements d'éricacées ou par des groupements végétaux précédant ou succédant à ces derniers dans les séries évolutives, a fait l'objet d'un travail annexe réalisé avec la collabo-

ration de R. LOISEL, et intitulé : « Etude édaphique de certains groupements végétaux de Provence ».

— La troisième partie traite de l'analyse du cortège floristique, à partir de laquelle les peuplements plus ou moins denses d'éricacées ont pu être rattachés à des unités phytosociologiques et à des séries de végétation.

— La quatrième partie révèle l'existence de relations entre quelques facteurs du milieu et le comportement des cinq espèces. Pour cela, deux phénomènes biologiques, l'élongation des rameaux supérieurs et la floraison, ont été considérés et étudiés seulement en milieux naturels. Bien que les observations n'aient été poursuivies qu'au cours d'une ou deux années selon les espèces, il a été possible de déceler les facteurs édaphiques et climatiques qui jouent un rôle majeur dans l'installation et le maintien des peuplements d'éricacées.

Les résultats acquis dans les quatre parties précédemment définies, ont permis :

— de préciser outre l'amplitude écologique des différentes espèces du point de vue édaphique et climatique, que les facteurs biotiques, encore mal connus, favorisent l'extension des peuplements dans les zones où la croissance n'offre pas les valeurs maximales,

— de mettre en évidence que les peuplements denses d'éricacées inhibent le développement des autres espèces, et constituent des formations relativement stables,

— d'émettre des hypothèses sur l'origine et le destin possible des éricales, des arbutales et des callunales,

— de poser un certain nombre de problèmes qui pourront faire l'objet de futures recherches.

Résumé rédigé par R. NÈGRE

ANALYSES D'OUVRAGES

R. et N. DORFMAN. — **Economie de l'environnement**. Coll. « Perspectives de l'économie ». Série « Economie contemporaine », Ed. Calmann-Lévy, 1975, 316 p.

Les textes de cet ouvrage ont été réunis par Robert et Nancy Dorfman en 1972. Ils ont été traduits de l'américain par Danièle Prompt et Catherine Gaston-Mathé. Les textes sont de :

- R. et N. DORFMAN. — « Introduction ».
- Larry E. RUFF. — « Le traitement économique de la pollution », extrait de *The public interest*, N° 19 ; 1970.
- Clifford S. RUSSEL et Hans H. LANDSBERG. — « Les problèmes d'environnement à l'échelle internationale », extrait de *Science*, vol. CVXXII ; 1971.
- Otto A. DAVIS et Morton I. KAMEN. — « Economies externes, information et action collective », extrait d'un texte présenté au *Joint Economic Committee* ; 1969.
- Ronald COASE. — « Le problème du coût social », extrait de *The Journal of Law and Economics* ; 1960.
- Ralph TURVEY. — « La divergence entre le coût social et le coût privé », paru dans *Economica* ; 1963.
- Allen V. KNEESE et Blair T. BOWER. — « Critères de qualité : taxes et justice », extrait de *Managing Water Quality* ; 1968.
- E. J. MISHAN. — « Droits de propriété et droits écologiques », in *Technology and Growth* ; 1969.
- Guido CALABRESI. — « Coûts de transaction, allocation des ressources et obligation de dédommagement ».
- Milton FRIEDMAN. — « Le rôle du gouvernement : les effets de voisinage ».
- Barry COMMONER. — « Les coûts de la croissance sur l'environnement », Texte d'une Conférence ; 1971.
- Marshall I. GOLDMAN. — « La convergence dans la détérioration », in *Science* ; 1970.
- J. H. DALES. — « La propriété frontrière » ; tiré de *Pollution Property and Price* ; 1968.

— E. J. MISHAN. — « La folie de la croissance », extrait de *Technology and Growth, The Price we Pay* ; 1969.

— John Kenneth GALBRAITH. — « L'autre dimension », extrait de *The New Industrial State*.

— Paul DAVIDSON. — « L'évolution des biens publics », extrait de *Social Sciences and the Environment* ; 1967.

Cet ouvrage collectif étudie les problèmes situés aux confins de l'économie et de l'écologie particulièrement ceux de la qualité de l'air et de l'eau, la préservation des sites naturels, de la faune et de la flore. L'économie doit maintenant déterminer pourquoi les anciennes institutions ne sont plus aptes à contrôler les forces nouvelles et élaborer de nouvelles méthodes en mesure de le faire. En abandonnant la priorité donnée à la propriété privée et en augmentant celle de l'intérêt général, l'économie permet alors de dégager la véritable problématique de l'environnement et rejoint ainsi la théorie des choix collectifs. Ces différents articles démontrent d'une façon claire et précise ces conceptions.

J.-M. T.

Robert CRESSWELL, 1975. — **Eléments d'ethnologie**, Tome I ; Huit terrains, 318 pages. — Tome II : Six approches, 282 pages, Armand Colin, Edit., Paris.

On ne peut que féliciter les auteurs d'avoir commencé par étudier certains terrains et d'avoir ensuite abordé et développé par des moyens intellectuels, les problèmes de l'ethnologie.

Nous ne pouvons pas donner ici de cet ouvrage une analyse complète, mais nous aimerions le voir figurer dans les laboratoires de recherches qui s'intéressent à l'Ecologie et à l'Ethnologie. Il serait bien difficile de faire un bon travail sans connaître auparavant ces types de travaux qui font parfaitement honneur à la science française.

C.D.D.

Guillermo COLOM, 1964. — **El Medio y la vida en las Baleares**. 292 pages, 127 figs.

Ce livre qui a connu de nombreuses adaptations mérite d'être connu des membres de la Société d'Ecologie qui fréquentent la région méditerranéenne. Il est l'œuvre d'un naturaliste, géologue de formation, mais connaissant parfaitement la faune méditerranéenne ainsi que sa flore.

L'illustration qui montre de nombreux paysages, est de qualité exceptionnelle. Il semble difficile de se rendre aux Baléares sans connaître l'ouvrage. Il faut tenir compte du fait qu'il sera également très utile pour déterminer un bon nombre d'animaux qui sont représentés et qui sont choisis parmi les plus significatifs des régions considérées.

Il s'agit donc d'un guide au sens le plus intelligent du terme où la synthèse est jointe à l'analyse.

C.D.D.

Jean ANTHONY, 1975. — **Opération Coelacanth**. 199 pages, 29 photos dont 15 couleur, 2 cartes et 6 figs, Arthaud, Paris.

Ce livre présente la découverte du Coelacanth et de son étude. Il est destiné à un large public, mais je dois dire que sa lecture en est parfaitement attrayante. On ne peut qu'en féliciter l'auteur.

C.D.D.

Guillermo COLOM CASASNOVAS, 1975. — **Geología de Mallorca**. I.S.B.N. 84-500 1226-0, Tome I, 297 pages, 106 figs. — Tome II, pages 298-519, figs. 107-209.

Cet ouvrage fondamental sur Majorque, traite de Majorque en particulier, mais aussi de la place des Baléares dans l'Ecologie et la Géologie méditerranéennes. Il ne fait nul doute, à nos yeux, que ceux de nos collègues qui s'intéressent à l'aspect géologique de l'écologie ne pourront pas ignorer ce livre.

L'analyse géologique qui est faite démontre que Minorque fut à un moment, pas si lointain, totalement submergée. Ceci correspond peut-être, à une occasion unique de dater les faunes terrestres très évoluées comme les cavernicoles. Il y a là un problème à cerner avec la plus grande attention. Il ne fait aucun doute que ce soit de nature à revenir sur certaines

notions maintenant très anciennes d'évolutions, considérées comme en principe très lentes.

Nous nous proposons de revenir sur ce problème intéressant car il présente un très grand intérêt, non seulement en ce qui concerne l'écologie et la biogéographie des faunes insulaires, mais aussi le problème de l'évolution en général et le problème des faunes mésogéennes en particulier.

C.D.D.

Robert BOURROUILH, 1973. — **Stratigraphie, sédimentologie et tectonique de l'Île de Minorque et du Nord-Est de Majorque (Baléares) — La terminaison Nord-Orientale des Cordillères bétiques en Méditerranée occidentale**.

Ces travaux du Laboratoire de Géologie Méditerranéenne sont également extrêmement importantes pour les biogéographes. C'est pourquoi nous nous permettons de les signaler aux membres de la Société d'Ecologie qui sont intéressés par les problèmes d'écologie insulaire.

Cette thèse est éditée par le Laboratoire de Géologie Méditerranéenne associé au C.N.R.S. et du Département de Géologie structurale de l'Université de Paris VI. Elle comprend 822 pages parfaitement illustrées.

C.D.D.

J. AUBOUIN, R. BROUSSE et J.P. LEHMAN. — **Précis de Géologie : 2 — Paléontologie, Stratigraphie**. Dunod Université — 1975, 695 p., Nombreuses figs.

Ce cours de Paléontologie et de Stratigraphie sera évidemment très intéressant pour les écologistes.

Notons qu'un raccourci brillant est donné de l'évolution de la vie sur la terre, et que l'on retrouve de belles reconstitutions paléo-écologiques. Enfin, des aperçus très intéressants et très didactiques sur la Stratigraphie et la Paléogéologie rejoignent évidemment les préoccupations de la plupart de nos membres.

La mobilité continentale est également expliquée d'une façon très claire.

Les chaînes alpines de la Méditerranée Occidentale, d'après les travaux de AUBOUIN sont également fort bien exposées.

Nous se pouvons qu'apporter nos félicitations aux auteurs de ce livre dont le plan pédagogique est absolument excellent.

C.D.D.

A. BEAUMONT et P. CASSIER. — **Biologie animale. Des protozoaires aux métazoaires épithélioneuriens**. Dunod Editeur, 1974. 2 volumes 16 X 25, 918 pages + index alphabétique (23 pages), 411 planches dont 12 en couleur. Collection « Dunod Université » cartonné : 83 francs le volume.

Biologie animale, les Cordés. Anatomie comparée des Vertébrés. Dunod Editeur, collection « Dunod Université », 1972, 610 pages 16 X 25, 202 planches dont 33 en couleur. Cartonné 93 francs.

Les auteurs présentent en trois volumes une excellente zoologie et biologie, à la fois simple et relativement complète.

Des groupes souvent négligés y sont signalés. Bien entendu, en raison de la dimension de l'ouvrage, on ne peut pas s'attendre à ce que tout soit traité sur un plan d'égalité. Pour l'instruction générale, ceci n'était d'ailleurs point nécessaire.

Certes, le spécialiste peut regretter que, par exemple, dans les Crustacés, les Thermosbenacea soient mis dans les Mysidacés, ou bien de ne pas trouver trace des Speleogryphacea, qui correspondent à des entités systématiques majeures, bien que très faiblement représentées dans la nature par quelques espèces.

Parmi les Rhizocéphales, la classe des Apodes est maintenue, alors qu'elle n'a pas de consistance. Les auteurs ne peuvent évidemment pas être spécialistes de tous les groupes.

L'ensemble qu'ils nous présentent est très cohérent sur le plan pédagogique et sera de nature à rendre les plus grands services à tous les étudiants. C'est là une série de livres qui manquaient. L'illustration est particulièrement claire. Je regrette toutefois que les renvois aux auteurs originaux des illustrations ne soient pas accompagnés d'une date et d'une bibliographie pour chaque volume. Cela aurait facilité le travail de ceux qui veulent aller plus loin.

Au total, ces trois ouvrages constituent un ensemble excellent et on ne peut que féliciter les auteurs d'être venus à bout, avec élégance, d'une tâche simplificatrice sans laisser pour autant dans l'ombre quelque chose d'essentiel.

C.D.D.

Réjane BERNIER. — **Aux sources de la Biologie**. Les Presses de l'Université du Québec/Masson et Cie éditeurs. Paris, 264 p.

L'ouvrage est préfacé par Monsieur Jean ROSTAND. Dans l'introduction, l'auteur nous précise son propos qui

est de parler plus des idées que des hommes, et de retracer les grandes phases de l'évolution de la biologie depuis l'antiquité gréco-latine, jusqu'à l'aurore du xx^e siècle.

En un certain sens, elle a tenu sa promesse, grâce à des chapitres relativement légers. L'introduction et les transcriptions de citations viennent à la suite et sont fort bien choisies. L'illustration est abondante. Elle reproduit souvent de vieux documents en couleurs.

La lecture de ce livre est évidemment tout à fait souhaitable pour tous les écologistes, et tous les naturalistes qui peuvent avoir tendance à oublier le grand intérêt, ne serait-ce que sentimental, de ce qui s'est fait avant eux. Il est clair qu'il fallait que l'auteur choisisse ; il s'agit d'un tome, mais même en suivant ce plan-là, il fallait excuser bien des omissions, sous peine d'arriver facilement au tome 10. Cela ne diminue en rien la qualité de l'ouvrage.

C.D.D.

Recherches actuelles sur la méiofaune. (Aspects of meiofauna research). — **Cahiers de biologie marine**, éditions de la station biologique de Roscoff, tome XVI, cahier 5 (supplément), 1975, pp. 593-808.

Ce colloque organisé par nos Collègues M^{me} J. RENAUD-MORNANT et M. P. LASSERRE a eu lieu en septembre 1974 sous l'égide de la Société d'Ecologie et avec l'aide efficace du CNEOX et de Monsieur le Chancelier des Universités d'Aquitaine.

Le volume qui nous est présenté maintenant dans les *Cahiers de Biologie Marine* est, pour des raisons faciles à comprendre, dédié à la mémoire de notre Collègue Bertil G. SWEDMARK, qui n'avait pas pu rejoindre le colloque pour des raisons de santé.

Environ 70 participants sont venus se joindre à nous. Je pense que la meilleure analyse consiste à donner le contenu de ce colloque, qui fut extrêmement vivant :

SWEDMARK B. — Introduction.

JEUNIAUX C. — Principes de systématique biochimique et application à quelques problèmes particuliers concernant les Aschelminthes, les Polychètes et les Tardigrades.

PAMATMAT M.M. — *In situ* metabolism of benthic communities.

MAQUIRE C. and BOADEN P.J.S. — Energy and evolution in the thibios : an extrapolation from the marine *Gastrotrich Thiodasy ssterreri*.

WIESER W. — The meiofauna as a tool in the study of habitat heterogeneity. Ecophysiological aspects. A review.

LAUBIER L. — Adaptations morphologiques et physiologiques chez un Aphroditien interstitiel : *Pholoe swedmarki* sp. n.

TJITJEN J.H. and LEE J.J. — Axenic culture and uptake of dissolved organic substances by the marine Nematode, *Rhabditis marina* Bastian.

ELFETHERIOU A. and NICHOLSON M.D. — The effects of exposure on beach fauna.

DE BOVÉE F. — La nématofaune des vases autopolluées des Îles Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques françaises).

VERNBERG W.B. and COULL B.C. — Multiple factor effects of environmental parameters on the Physiology. Ecology and distribution of some marine meiofauna.

SCHMIDT H.-E. and MACHAN R. — EH-measurements in marine sediments under laboratory conditions.

HUMMON W.D. and HUMMON R.H. — Use of life table data in tolerance experiments.

KRAUS M.G. and FOUND B.W. — Preliminary observations on the salinity and temperature tolerances and salinity preferences of *Derocheilocaris typica* Pennak and Zinn 1943.

POCHON-MASSON J., REAUD-MORNANT J. et CALS P. — Les glandes métamériques : un caractère adaptatif des Mystacocarides (Crustacés).

LASSERRE P. — Métabolisme et osmorégulation chez une Annélide Oligochète de la méiofaune : *Marionina achaeta* Lasserre.

Il était en principe difficile d'organiser un tel colloque dans une partie de notre science qui est en train de se former. Je pense toutefois que la lecture des résultats sera suffisamment explicite pour permettre de saisir avec quelle rapidité nos connaissances progressent sur le petit benthos marin.

Cette rencontre a été particulièrement riche sur le plan humain et il est certain que les textes publiés ne correspondent qu'à une petite partie des idées nouvelles qui ont pu germer au cours de ces quelques journées particulièrement efficaces.

Le volume peut être acquis auprès de la station biologique de Roscoff, qui a eu la gentillesse d'accepter de publier ces travaux dans les *Cahiers de biologie marine* grâce, de nouveau, à la compréhension du C.N.E.X.O.

C.D.D.

Jean BOULAIN, 1975. — **Géographie des sols**. Presses Universitaires de France, collection SUP, 199 pp. 28 figs.

L'ouvrage de M. BOULAIN est un ouvrage avant tout pédagogique. Il est essentiellement basé, ainsi que son nom l'indique, sur l'aspect géographique de la pédologie et non pas tellement sur son aspect bio-géo-morphologique.

Le texte est excellent, et les figures bien choisies sont parfaitement illustratives.

Il est certain que tous les membres de la Société seront heureux de disposer de cet outil d'enseignement particulièrement valable concernant une introduction à l'écologie du sol.

C.D.D.

Roger DAJOZ. — **Précis d'Ecologie. Ecologie fondamentale et appliquée**. Dunod-Gauthier-Villars. Troisième édition revue et augmentée, 549 p.

Cette troisième édition du livre de DAJOZ est fort intéressante, et assez bien présentée. Des illustrations qui figuraient dans les premières éditions ont disparu, d'autres sont venues s'ajouter.

Ce livre reste fondamental à consulter.

C.D.D.

Philippe DIOLE. — **Lettres au président de la République sur la mort des français**. Grasset, 1975, 215 p.

Ce livre présenté sous forme de huit lettres au Président de la République, est présenté à la fois sous un aspect polémique, poli, et va assez au fond des problèmes. Le style en est alerte, et il faut bien le dire, extrêmement plaisant à certains égards.

Bien entendu, DIOLE a quelque chose contre les experts, mais il ne précise pas très bien quels sont ces experts, à savoir si ce sont les scientifiques rarement consultés, ou si ce sont les énarques qui accommodent les dossiers à leur sauce, voire même de simples irresponsables. Par ailleurs, il faut bien reconnaître qu'il insiste beaucoup sur le fait que dans bien des cas les « savants » n'ont pas préparé les dossiers. Ce qui est vrai. Mais bon nombre d'entre eux ont insisté à maintes

reprises sur le fait que la santé de la Terre était une forme de médecine totalement illégale, et de ce fait bénéficiant de peu de crédits. La création de ministères ne saurait faire oublier cette carence profonde. DIOLE le dit, mais d'une façon pas très claire.

Les mouvements écologiques correspondent à un aspect politique du combat, mais nul ne saurait oublier que ce sont les recherches approfondies, modestement obscures, qui donneront des armes à nos petits enfants, pour peu que ces armes n'arrivent pas trop tard.

Je ne saurais trop recommander la lecture de ce livre facile à lire à tous les écologistes, et je souhaite au fond que le destinataire de ces lettres ait l'occasion d'en prendre connaissance.

C.D.D.

H. ELLENBERG, 1971. — *Integrated experimental ecology. Methods and Results of Ecosystem Research in the German Solling Project.* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New-York, 214 pages avec 53 figures.

Il s'agit d'un ouvrage collectif qui rassemble les premiers résultats d'une recherche écologique intégrée dans un écosystème forestier et herbacée en Allemagne fédérale, à 55 km au nord-ouest de Göttingen. Sur une surface boisée de quelques kilomètres carrés, à moyenne altitude, plusieurs dizaines de chercheurs appartenant à des disciplines scientifiques différentes ont travaillé ensemble (météorologistes, édaphologistes, hydrobiologistes, botanistes, zoologistes, microbiologistes, agronomes et ingénieurs forestiers). Les recherches débutèrent en 1966 et se poursuivirent encore après la parution de ce livre. Le plateau forestier de Solling fut choisi par le Comité permanent du *Programme Biologique International* (P.B.I.) allemand en raison du fait qu'il s'agit du plus grand ensemble forestier acide peuplé de hêtres dans ces pays.

Parallèlement à l'étude majeure sur la forêt de hêtres, les zones de reboisement en épicéas (*Picea abies*) ont été étudiées, car elles influencent notablement les cycles naturels de l'eau et des éléments nutritifs, de même une aire herbacée à *Festuca rubra* et *Trisetum flavescens* et un champ cultivé à *Zea mays* et *Lolium multiflorum* ont été retenus, afin de mettre en évidence les effets de la fertilisation.

33 auteurs ont participé à la rédaction de cet ouvrage qui comprend 27 articles. Plus qu'une simple juxtaposition de travaux pluridisciplinaires, le lecteur découvrira l'œuvre cohérente d'une équipe scientifique, bien organisée, et à bien des égards exemplaire pour

ceux dont l'ambition est encore de planifier des études écosystémiques. Le Professeur H. ELLENBERG a joué un rôle important de coordinateur, et le projet P.B.I. allemand a produit de nombreuses informations qui serviront à mieux comprendre le fonctionnement des biomes terrestres. Les textes sont rassemblés par thèmes écologiques de manière à faciliter le travail de ceux qui sont en quête d'informations pour une synthèse à présenter devant un groupe d'ingénieurs ou d'étudiants.

1) *La production primaire* a été étudiée sous de multiples aspects; mesures des échanges gazeux (CO_2) et de la transpiration de *Fagus sylvatica* L.; estimation des surfaces actives des feuilles au cours de la photosynthèse; phénologie de la forêt en relation avec le climat; estimation de la structure, de la production, de la biomasse forestière; distribution du système racinaire chez le hêtre; production primaire d'un peuplement du type *Luzulo-Fagetum*; composition chimique de la matière végétale sèche; production primaire d'une prairie à *Trisetum flavescens hercyricum* selon les traitements fertilisants; utilisation de « Green-Area-Indices » pour caractériser les communautés herbacées et les récoltes agricoles en fonction des conditions de fertilisation; méthodologie pour distinguer les racines fonctionnelles et inertes chez les plantes herbacées; détermination des équivalences énergétiques chez les plantes.

2) *La production secondaire* comprend une série d'études concernant la nourriture et le turn-over énergétique chez les insectes mangeurs de feuilles et les conséquences sur les autotrophes; la productivité des populations de Lépidoptères; la nourriture et le turn-over énergétique des Arthropodes phytophages et prédateurs; abondance des bactéries et autres micro-organismes dans les sols de Solling; transformation micro-biologique de la matière organique du sol.

3) *L'analyse du climat* comprend 7 références relatives aux mesures des principaux paramètres climatiques qui influencent les différentes productions; mesure de la lumière en milieu boisé; régime hydrique sous peuplement de hêtres et d'épicéas; analyse micromorphologique des couches humifères par la technique des coupes minces; méthodes pour différencier la composition chimique du sol sur lequel est installé du hêtre ou de l'épicéa; taux de production d'azote minéral dans les sols.

4) *La conclusion* porte sur l'étendue de la validité que l'on peut accorder aux précédents résultats par des comparaisons phénologiques entre la forêt de Solling et d'autres forêts à même altitude et par l'établissement d'une carte de la végétation.

G. VANNIER.

Henri ENJALBERT, 1975. — **Histoire de la vigne et du vin**. Editions Bordas, 207 p., 12 figs, nombreuses photos non numérotées.

M. ENJALBERT nous présente une histoire de la vigne et du vin qui est fort intéressante pour les écologistes. En effet, à chaque instant, il replace l'évolution du vignoble dans le cadre historique, et il s'agit incontestablement de l'un des points sur lesquels la notion d'écologie appliquée s'est développée avec le plus de compétence.

C'est en effet en fonction de la rénovation des vignes et de leur « mise en route » au XVIII^e et au XIX^e siècles que la notion de « terroir », si importante pour les écologistes, a pu se faire jour. D'autre part, notre collègue ENJALBERT, bien placé puisqu'il est à l'Université de Bordeaux, a su simplifier son texte pour bien montrer les grands courants du commerce, qui ont permis de structurer non seulement la vigne, mais aussi le vin. A partir d'une première période où le commerce anglais et le commerce rhénan jouent un rôle déterminant, basé d'un côté sur la France et les vins méditerranéens, d'autre part sur les vins du Rhin, on observe une restructuration des échanges commerciaux. Il est bien marqué, et l'on ne saurait qu'accepter ce point de vue, que ce sont les négociants anglais qui ont été les grands vecteurs de l'évolution de la notion de terroir et de la notion d'appellation contrôlée, avec les différentes variantes que cela représente et qui, évidemment, n'intéressent pas tous les écologistes.

Ce grand négoce a évidemment poussé des rejets par naturalisation dans différentes sociétés locales, en particulier la société bordelaise et la société portugaise de Porto.

L'évolution des vignobles s'est faite en fonction d'une haute qualité de rendement s'opposant à une haute capacité, et n'acceptant pas l'apport massif d'engrais de nature à modifier la qualité du sol. Elle était, semble-t-il une aventure anglaise dirigée par les paysans de notre pays. La doctrine voulait que les facteurs écologiques relevant de la notion de terroir, c'est-à-dire de micro-climats et de qualité géologique et pédologique du sol, fussent les caractères les plus permanents. Le négoce ne pouvait se greffer que sur un produit de très haute qualité.

ENJALBERT montre également très bien, et avec d'excellentes cartes à l'appui, comment le vignoble, invention essentiellement franco-germano-italienne, a pu émigrer en des pays plus lointains. Il nous signale en particulier la très bonne qualité moyenne des vins californiens ou des Bordeaux argentins, ce sur quoi je

suis tout à fait d'accord, et qui confirme la science empirique des viticulteurs français émigrés.

Au total, un livre très enrichissant pour un écologiste intéressé par des problèmes d'écologie appliquée, très synthétique et rédigé avec un sens du raccourci historique qui, en dépit de quelques répétitions, se présente comme un livre tout à fait exemplaire.

C.D.D.

Experimental analysis of insect behaviour. — Edited by BARTON BROWNE. — Springer Verlag Berlin. Heidelberg. New York, 366 p., 151 fig.

Cet ouvrage comprend un certain nombre de chapitres rédigés par différents auteurs. Ceux qui nous semblent importants concernent l'analyse séquentielle et la régulation du comportement reproducteur des insectes, le contrôle de l'alimentation de la soif chez les Insectes se préparant à la diapause, la régulation de la prise de nourriture, avec dans certains cas le contrôle du vol, le vol comme une approche pour l'étude du développement des connexions des neurones ; l'apprentissage de la mémoire chez les abeilles, le rôle des hormones dans le comportement reproducteur des femelles de teigne, les hormones et le comportement des insectes, etc... L'ouvrage est présenté en offset, les illustrations sont bien venues.

C.D.D.

Fernand GIGON, 1975. — **Le 400^e Chat ou les Pollués de Minamata**. Robert Laffont, Collection Réponses Ecologie. 233 p.

Ce livre est rédigé par un grand journaliste au sens le plus traditionnel du terme, et ceci constitue un hommage. GIGON a exploré le triste dossier du mal de Minamata.

« Pour entrer dans le monde convulsif de Minamata, il faut passer par le tunnel de la douleur. Cet univers clos, les malades et les savants se le partagent. Entre ces deux catégories d'intéressés existe une distance qu'il faut mesurer à l'aune politique. Quelques militants, jeunes gens, filles et garçons, sortis des universités et délégués de leurs syndicats, l'ont mesurée. En additionnant leur somme d'enthousiasme, ils ont transformé Minamata en un haut lieu où la souffrance humaine atteint à l'universel ».

Ce qui est très intéressant dans ce livre c'est qu'il

retrace l'aventure de Minamata en la replaçant dans le contexte sociologique, industriel et culturel du Japon. Nous eûmes l'occasion récemment, non point de visiter Minamata, mais des zones qui n'en sont pas bien éloignées, et qui risquent d'être soumises aux mêmes problèmes. Il est certain qu'il est très difficile de parler de pollution dans deux sortes de pays ; soit les pays très évolués industriellement comme le Japon, deuxième puissance industrielle mondiale, où toute l'économie est basée sur une immense usine littorale (il est frappant de ne pas voir d'oiseaux de mer dans la mer intérieure du Japon) ; soit des pays qui ont tout l'avenir devant eux comme le Brésil, et où le mot même de pollution fait se rétracter les responsables comme des anémones de mer, tant ils ont peur de voir freiner l'essor de leur vaste pays et donc de leurs projets.

Cette réflexion personnelle de l'analyste s'inscrit tout à fait dans l'ordre des préoccupations de GIGON, de telle sorte que son livre, qui est un dossier fort bien rédigé, avec toutefois quelques longueurs passionnères certainement les membres de la Société d'Ecologie.

C.D.D.

Homme, Société et Environnement, 1975. — Ouvrages rédigés par l'Institut de Géographie des Sciences de l'U.R.S.S. — Editions du Progrès — Moscou, 480 p.

Ce petit ouvrage de mise au point est parfaitement présenté et rédigé en un français absolument excellent bien qu'il soit un peu lourd, comme il est de tradition lorsqu'il s'agit de questions idéologiques.

Tous les sujets traités le sont d'une façon assez complète. Quant à moi, j'ai toujours été intéressé par les très bonnes mises au point concernant l'exploitation des ressources naturelles, et leurs mises en valeurs, ainsi que la régulation de l'environnement ce qui constitue la deuxième partie. La troisième partie est consacrée à l'interaction entre l'homme, la société et l'environnement dans le monde contemporain. La quatrième partie aux aspects socio-économiques du problème. Nos collègues ont fait un gros effort de clarification, mais évidemment ce livre est un livre soviétique, c'est-à-dire qu'il est très axé sur un plan idéologique, et que d'autre part il choisit ses exemples essentiellement dans la science russe, disant éventuellement qu'éventuellement dans le reste du monde on a fait aussi quelque chose. Or, pour parler de certains problèmes, les Russes sont mal placés et manquent d'expérience.

La densité de population en Russie est extrêmement faible par rapport à celle de l'Europe Occidentale et elle est même plus faible qu'en Amérique du Nord, or

pour nous écologistes occidentaux, il est facile de voir que les problèmes sont plus faciles à régler en Amérique qu'en Europe, ce dont nos collègues américains n'ont pas encore non plus clairement pris conscience. Ceci concerne en particulier les problèmes d'exploitation du plateau continental, les problèmes de pollution, les problèmes d'urbanisation, les problèmes de désertification des campagnes, et tant d'autres que les scientifiques de ces pays ne peuvent heureusement pour eux appréhender dans leur vérité objective. Ceci étant dit, on peut remercier nos collègues d'avoir su présenter en français un ouvrage fort maniable.

C.D.D.

G. MARCUZZI et LUISA DALLE MOLLE, 1975. — **Ambiente e vita animale**, Patron Editore, Bologna, 40. 127, 248 pp., 109 fig.

Cette introduction à l'écologie est fort bien construite et couvre le champ des investigations et des curiosités depuis les concepts généraux jusqu'à l'écologie urbaine. Il s'agit d'un livre d'enseignement. Peut-être pourrait-on regretter que les sous-titres soient comme hâchés au hasard, sans correspondance avec le contenu logique du texte, que l'origine datée des figures ne soit pas mieux précisée et ne figure pas dans la bibliographie (qui est d'ailleurs, de ce fait, très incomplète).

A l'éditeur on aurait pu demander de détacher mieux les légendes des figures qui ne se distinguent pas suffisamment du texte, surtout lorsqu'il y a report d'une page à l'autre.

Au total une valable initiation à l'écologie.

C.D.D.

Noël MOSTERT, 1975. — **Les super-tankers, menace sur les Océans**. R. LAFFONT, Réponse Ecologie, 383 p.

Ce livre correspond à un dossier copieux concernant l'arrivée des super-tankers dans les échanges internationaux de matière première.

L'auteur n'a pas hésité à voyager lui-même sur des 200 000 tonnes ; d'une façon alerte et séduisante, il nous retrace la vie de ces équipages qui ne sont plus tout à fait des équipages au sens classique du terme. Il nous montre combien d'anciens officiers de la Marine, voire même de la Royale, sont obligés de cohabiter avec de jeunes officiers, qui pour être agréables, ne sont cependant pas des marins au sens traditionnel du terme.

Du haut de ces passerelles surélevées, et luxueuses, la mer n'apparaît que comme un épiphénomène, et le pont avant jusqu'à la proue est si inhumain, qu'il cache complètement le monde extérieur, sauf à l'aube et au crépuscule. Ces conditions de vie à bord sont remarquablement retracées.

Est également bien posé le problème de la grande conversion des échanges internationaux, et du pari fait par les grandes compagnies pétrolières, et les grandes compagnies maritimes, pour exploiter un marché qui devenait de plus en plus rentable sur le plan financier. Pour exploiter cette veine en un temps record, il apparaissait que les diverses compagnies n'ont pas hésité à courir des risques considérables et sur le plan de la fabrication, et sur le plan de la navigation, et sur celui de l'environnement.

Les catastrophes qui ont existé sont décrites et analysées dans le détail. Il est certain qu'en ce qui concerne certaines questions de chimie, les passages sont moins clairs, et l'on peut se demander si l'auteur sait exactement ce qu'est un hydrocarbure saturé. A moins qu'il s'agisse, ce qui n'est pas impossible, d'incertitudes de traductions.

La chose très importante est que ce livre est parfaitement construit et fort bien rédigé par un homme qui aime la mer et qui connaît les problèmes sur le plan général. Il retrace bien cette nouvelle épopée, et nous indique bien les dangers.

Il s'agit donc d'un dossier fort bien construit et dont la lecture sera intéressante pour tous les écologistes.

C.D.D.

Antonio NUNEZ JIMENEZ, 1975. — **Cuba : Dibujo rupestre.** — Editorial de ciencias sociales, La Habana, Cuba, calle 14, n° 4104, Marianac La Habana. 507 p., nombreuses figures en noir et en couleurs.

Notre collègue NUNEZ JIMENEZ présente les dessins rupestres de Cuba. Ce travail présente un intérêt écologique absolument certain, car l'auteur est un homme savant et imprégné de l'esprit écologique. J'ajoute que le livre est fort bien présenté et fort bien publié.

Les grottes sont étudiées en gros à la fois par région et par thème. L'illustration est excellente et méritera d'être reprise dans les publications classiques. Certaines montrent incontestablement de très jolies figures et cartes de stations présentant des peintures rupestres. Les peintures rupestres sont également fort bien représentées. Bien entendu, l'analyste est très sensibilisé à ce

type de problème. Il l'est d'autant plus que les récentes découvertes à Saint-Domingue sont particulièrement valables et probablement de nature à illustrer plus richement ces très anciennes cultures caraïbes, sur lesquelles les recherches progressent actuellement à une vitesse extrêmement rapide.

Nous ne saurions que recommander la lecture de cet ouvrage à tous les spéléologues et féliciter l'Auteur d'un texte et d'une iconographie qui font réellement honneur à la spéléologie internationale.

C.D.D.

La démographie des populations de Vertébrés. — Problèmes d'Ecologie. Ouvrage collectif publié sous la direction de M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE. Masson éditeur, 1975, 443 p. Prix : 198 F.

Dans la collection Problèmes d'Ecologie ce troisième volume est une remarquable mise au point sur la démographie des populations de Vertébrés. Le premier chapitre par H. Le Bras est consacré à l'espèce humaine pour laquelle nombre de méthodes d'analyse et de concepts ont été créés avant d'être étendus aux autres espèces. Les chapitres les plus importants sont consacrés aux Mammifères (par F. Bourlière et F. Spitz) aux Oiseaux (par P. Nicolau-Guillaumet et J. Blondel) et aux Poissons (par J. Daget et C. Le Guen). Les méthodes permettant la détermination de l'âge sont clairement exposées. Pour chaque groupe les grandes stratégies démographiques sont mises en évidence à partir d'exemples choisis dans une littérature abondante. On remarquera l'absence de chapitre consacré aux Amphibiens et la brièveté de celui qui est consacré aux Reptiles. Mais il s'agit là certainement d'un reflet de nos connaissances. Ce livre servira d'ouvrage de base pour de nombreux travaux d'écologie fondamentale et appliquée. Nous ne lui en connaissons pas d'équivalent dans la littérature de langue anglaise. C'est dire qu'il devra figurer dans la bibliothèque de tout écologiste.

R. DAJAZ

M. BARBIER. — **Introduction à l'écologie chimique.** Masson éditeur, 1976, 132 p. Prix : 69 F.

Les relations entre les êtres vivants se font souvent par l'intermédiaire de molécules très variées sécrétées par les animaux et les végétaux, et dont la liste ne

cesse de s'allonger chaque jour : toxines, venins, substances de défense, phéromones, stéroïdes et leurs dérivés, etc. Cet ouvrage passe en revue les principales catégories de substances chimiques intervenant dans l'écologie chimique, en indiquant leur origine et leur rôle. La bibliographie est abondante et on y trouve plus de 200 formules développées des principaux produits cités.

R. DAJOZ

P. DUCHAUFFOUR. — *Atlas écologique des sols du monde*. Masson éditeur, 1976, 192 p. et 20 pl. couleur hors-texte. Prix : 90 F.

Le « Précis de pédologie » du même auteur est bien connu. Cet « atlas » en est une sorte de complément qui décrit une centaine de profils pédologiques choisis dans le monde entier, et illustré par des photos en couleur. L'accent est mis sur l'importance des facteurs écologiques dans la formation et l'évolution des sols.

R. DAJOZ

Ch. DEVILLIERS et P. CLAIRAMBAULT. — *Précis de zoologie. Vertébrés*. Tome I : Anatomie comparée. Masson éditeur 1976, 472 p. Prix : 120 F.

Dans cette nouvelle édition les Vertébrés sont traités en deux volumes indépendants; l'anatomie comparée constitue le premier volume qui vient de paraître. Le lecteur aura ainsi à sa disposition une excellente mise au point de l'anatomie comparée des Vertébrés. La partie consacrée au système nerveux a été entièrement remaniée ce qui sera particulièrement intéressant pour ceux qui s'occupent du comportement des Vertébrés.

R. DAJOZ

Annual Review of Ecology and Systematics. — Vol. 6, 1975, 422 p. Annual review inc., Palo Alto, California.

Comme les volumes précédents ce volume 6 (qui renferme 15 mises au point) aura sa place dans les bibliothèques d'écologie. Sans analyser tous les articles nous mentionnerons seulement ceux qui nous ont paru les plus intéressants. S.D. Fretwell résume très bien quel a été l'apport de R. Mac Arthur en écologie, et c'est l'occasion de présenter quelques-uns des points fondamentaux de la recherche écologique actuelle : facteurs dépendants de la densité, compétition, diversité, stratégie démographique, influence de la structure génétique des populations, etc. K. Immermann expose la signification écologique de l'apprentissage; E. Giles fait une mise au point sur le climat et la structure de la végétation dans la forêt tropicale humide; B. Heinrich traite un sujet original, à savoir les aspects énergétiques de la pollinisation et ses conséquences pour la faune et la flore. La biologie si variée et curieuse des poissons des récifs coralliens est résumée par P.R. Ehrlich. Les changements climatiques en Afrique au quaternaire récent, dont l'importance est considérable pour la compréhension de la biogéographie du continent, sont exposés par D.A. Livingstone. La notion de niche écologique fait l'objet d'une étude expérimentale par R. K. Colwelle et E. R. Fuentes. Mentionnons encore l'écologie des Lépidoptères traitée par L.E. Gilbert et M.C. Singer; les divers modes de spéciation chez les animaux par G.L. Bush et enfin l'emploi de modèles dans l'étude des écosystèmes par R.G. Wiegert.

Ce rapide survol montre tout l'intérêt de ce volume qui apporte une grande quantité de données sous une forme condensée, ce qui est très utile étant donné la masse énorme de publications que l'écologiste a bien du mal (quand il y arrive) à lire.

R. DAJOZ

© 1976, Masson, Paris.

Le Directeur de la Publication : Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants-droit ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Masson, Editeur, Paris. Dépôt légal : 1976. N° d'ordre : 4944. 3^e trimestre, 1976.
Imprimé par l'Impr. Louis-Jean, 05002 Gap (France). D.L. N° 380-1976. Printed in France.
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062.

EDITIONS DU CENTRE NATIONAL
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

15, quai Anatole France 75 - Paris-VII C.C.P. Paris 9061 11 Tél. : 555 26 70

Programme Biologique International

ÉCOLOGIE DU SOL

**NOUVEAUX DOCUMENTS
POUR UNE ÉTUDE INTÉGRÉE
EN ÉCOLOGIE DU SOL**

Le troisième volume de la série « Ecologie du Sol » traite essentiellement de problèmes microbiologiques, botaniques et climatiques rencontrés sur les stations du programme de la R.C.P 40 du C.N.R.S. Cinq thèmes sont successivement abordés :

- 1) Principes de méthodologie en microbiologie du sol;
- 2) Mesure de la fixation de l'azote moléculaire en forêt;
- 3) Etude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine;
- 4) Décomposition naturelle et expérimentale des feuilles de *Brachypodium pinnatum* P. B. microécologie et micromorphologie étudiées à l'aide des microscopes électroniques;
- 5) Dynamique et bilan de l'eau des sols de deux écosystèmes méditerranéens à chêne vert.



Ouvrage 21 x 27, 288 pages, 80 figures in-texte,
2 dépliant hors-texte, 1 planche hors-texte, relié.

PRIX : 91 F

15, quai Anatole-France 75700 PARIS
C.C.P. PARIS 9061-11

Tél. : 555-26-70

